

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

Michel VERGNE

Assistant à la Faculté des Sciences de Clermont-Fd

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'Éthologie et au Développement
Post-Embryonnaire de quelques Hyménoptères Prédateurs
(Sphégiens), en particulier de *Philanthus Triangulum* F.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 11 AVRIL 1935, devant la Commission d'examen

Président : M. PÉREZ.

Examineurs : { M. RABAUD.
M. PICARD.

CLERMONT-FERRAND

IMPRIMERIE MODERNE — 15, RUE DU PORT

1935

ERRATA

- p. 14, 5^e ligne, *au lieu de* 4, 7 $\frac{e}{m}$, *lire* 4 à 7 $\frac{e}{m}$.
- p. 20, 36^e ligne, *au lieu de* Cercerie, *lire* Cerceris.
- p. 22, 3^e ligne, *au lieu de* La Philanthe, *lire* Le Philanthe.
- p. 33, 13^e ligne, *au lieu de* larve mâle, *lire* larve femelle.
- — — *au lieu de* débris de 2 abeilles, *lire* débris de 5 abeilles.
- p. 33, 14^e et 16^e lignes, *supprimer* 5 abeilles.
- p. 42, 17^e ligne, *au lieu de* une ovoïde, *lire* un ovoïde.
- p. 43, 19^e ligne, *au lieu de* le dimensions, *lire* les dimensions.
- 25^e ligne, *au lieu de* 20 à 25 $\frac{m}{m}$, *lire* 20 à 25 μ .
- p. 51, 30^e ligne, *au lieu de* les a désignées, *lire* les a désignés.
- p. 59, 24^e ligne, *au lieu de* les coups, *lire* les coupes.
- p. 77, Légende de la figure XXI, 6^e ligne, *au lieu de* tubes de Malpinghi, *lire* tubes de Malpighi.
- p. 82, 26^e ligne, *au lieu de* cellules de remplacemnt, *lire* cellules de remplacement.
- p. 93, 1^{re} ligne, *au lieu de* la chomatine, *lire* la chromatine.
- p. 121, 29^e ligne, *au lieu de* (fig 26 pl. 2), *lire* (fig. 25, pl. 2).
- p. 127, 36^e ligne, *au lieu de* dégérescence, *lire* dégénérescence.
- p. 137, 35^e ligne, *au lieu de* EPAE, *lire* 1931.
-

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire M. MOLLIARD.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

<i>Professeurs honoraires</i>	H. LE CHATELIER.	LÉON BRILLOUIN.	AUGER.
	H. LEBESGUE.	E. GOURSAT.	BLAISE.
	A. FERNBACH.	WALLERANT.	DANGEARD.
	A. LEDUC.	GUILLET.	JANET.
	Emile PICARD.	PÉCHARD.	LESPIEAU.
	Rémy PERRIER.	FREUNDLER.	MARCHIS.
			MOUTON.

PROFESSEURS :

G. BERTRAND.....	T Chimie biologique.	E. DARMOIS.....	Physique.
M. CAULLERY.....	T Zoologie (Evolution des êtres organisés).	A. DEBIERNE.....	T Radioactivité.
G. URBAIN.....	T Chimie générale.	A. DUFOUR.....	T Physique (P.C.B.)
Emile BOREL.....	T Calcul des probabilités et Physique mathém.	L. DUNOYER.....	Optique appliquée.
Jean PERRIN.....	T Chimie physique.	A. GUILLIERMOND...	T Botanique (P.C.B.)
H. ABRAHAM.....	T Physique.	M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.
E. CARTAN.....	T Géométrie supérieure.	L. JOLEAUD.....	Paléontologie.
M. MOLLIARD.....	T Physiologie végétale.	ROBERT-LÉVY.....	Zoologie.
L. LAPICQUE.....	T Physiologie générale.	F. PICARD.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
E. VESSIOT.....	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.	Henri VILLAT.....	T Mécanique des fluides et applications.
A. CORTON.....	T Recherches physiques.	Ch. JACOB.....	T Géologie.
J. DRACH.....	T Analyse supérieure et algèbre supérieure.	P. PASCAL.....	T Chimie minérale.
Charles FABRY....	T Enseignement de Physique.	M. FRÉCHET.....	T Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
Charles PÉREZ....	T Zoologie.	E. ESCLANGON....	T Astronomie.
Léon BERTRAND....	T Géologie structurale et géologie appliquée.	Mme RAMART-LUCAS	T Chimie organique.
N.....	T Théories chimiques.	H. BÉGHIN.....	T Mécanique physique et expérimentale
P. PORTIER.....	T Physiologie comparée.	FOCH.....	Mécanique expérimentale des fluides.
E. RABAUD.....	T Biologie expérimentale.	PAUTHENIER.....	Physique (P.C.B.)
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	De BROGLIE.....	T Théories physiques.
Paul MONTEL.....	T Théorie des fonctions et théorie des transformations.	CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
P. WINTREBERT....	T Anatomie et histologie comparées.	P. JOB.....	Chimie générale.
L. BLARINGHEM....	T Botanique.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
O. DUBOSQ.....	T Biologie maritime.	PRENANT.....	Zoologie.
G. JULIA.....	T Application de l'analyse à la Géométrie.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale
C. MAUGUIN.....	T Minéralogie.	BOHN.....	Zoologie (P.C.B.)
A. MICHEL-LÉVY...	Pétrographie.	COMBES.....	Botanique.
H. BÉNARD.....	T Mécanique expérimentale des fluides.	GARNIER.....	Calcul différentiel.
A. DENJOY.....	T Calcul différentiel et calcul intégral.	PÉRÉS.....	Mécanique des fluides.
L. LUTAUD.....	T Géographie physique et géologie dynamique.	HACKSPILL.....	Chimie (P.C.B.)
Eugène BLOCH....	T Physique théorique et physique céleste.	LAUGIER.....	Physiologie générale.
G. BRUHAT.....	Physique.	TOUSSAINT.....	Technique Aéronautique.
		M. CURIE.....	Physique (P.C.B.)
		G. RIBAUD.....	T Hautes températures.
		CHAZY.....	T Mécanique rationnelle.
		GAULT.....	Chimie (P.C.B.)
		CROZE.....	Physique.
		DUPONT.....	T Théories chimiques.
		LANQUINE.....	Géologie.
		VALIRON.....	Mathématiques.

Secrétaire A. PACAUD.

Secrétaire honoraire. D. TOMBECK.



TABLE DES MATIÈRES

I. — INTRODUCTION	5
PREMIERE PARTIE	
II. ETHOLOGIE DE <i>Philanthus triangulum</i>	7
a) Généralités	7
b) Nidification	8
c) Comportement des mâles. Instinct social	15
d) Capture des proies	17
e) Etat des proies	21
f) Transport	25
g) Disposition et nombre des proies. Déterminisme du sexe	26
h) L'approvisionnement	34
i) La Ponte. L'œuf	36
j) La larve	38
k) Le cocon	40
l) La pronymphe	43
m) La nymphe	45
n) L'imago	47
o) Durée de la vie imaginale	47
III. NIDIFICATION DE <i>Cerceris arenaria</i>	48
IV. CONSIDÉRATIONS SUR L'ÉLEVAGE DES LARVES	50
a) Cycle évolutif	51
V. LES PARASITES DE <i>Philanthus</i> ET DE <i>Cerceris</i>	51
VI. CONCLUSIONS	53
DEUXIEME PARTIE	
VII. DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE. MÉTAMORPHOSES	57
a) Généralités	57
b) Matériel et technique	57
c) Anatomie sommaire des larves	60
d) Éléments sanguins	61
e) Epithélium externe	64
f) Intestin antérieur	70
g) Intestin postérieur	75
h) Intestin moyen	79
i) Tubes de Malpighi	88
j) Glandes séricigènes	93
k) Muscles	98
l) Énocytes	109
m) Tissu adipeux	116
VIII. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	125

Ces recherches ont été faites au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de *Clermont-Ferrand*, où M. le Professeur CALVET m'a initié aux divers travaux de laboratoire ; son successeur, M. le Professeur GRASSÉ m'a accordé toute facilité pour terminer la tâche que j'avais commencée. J'ai souvent abusé de sa complaisance et les indications qu'il m'a données m'ont été très utiles. Je l'en remercie sincèrement.

J'adresse également mes remerciements à M. le Professeur PÉREZ qui, de nombreuses fois, ne m'a ménagé ni son temps, ni ses conseils éclairés.

Je prie MM. le Dr VILLENEUVE DE JANTI et H. HUSTACHE d'accepter l'expression de ma vive gratitude pour l'amabilité avec laquelle ils ont bien voulu déterminer, l'un les *Diptères* parasites, l'autre les *Curculionides* cités dans mon travail.

Je tiens aussi à apporter l'hommage de ma reconnaissance émue, à mon père pour l'aide constante qu'il m'a donnée dans le travail fatigant des fouilles de nids souterrains ; beaucoup de résultats intéressants ont été obtenus par lui seul.

INTRODUCTION

Au cours de ce travail, dont le but principal était tout d'abord l'étude des phénomènes relatifs à la métamorphose chez les larves d'Hyménoptères Prédateurs choisies parmi les plus communes, j'ai été amené à faire l'étude biologique de quelques adultes et de leurs larves, imparfaitement connus sur beaucoup de points.

Quelques-uns de ces Insectes, par leur abondance et leur facilité d'élevage m'ont permis de suivre le cycle évolutif complet de l'œuf à l'imago.

Les Hyménoptères étudiés (Sphégiens) nidifient dans le sol, les nids étant constitués par des galeries plus ou moins complexes dans lesquelles la femelle apporte des proies paralysées qui servent de nourriture aux larves.

J'ai pu étudier à peu près complètement la nidification de *Philanthus triangulum* F. assez mal connue malgré de nombreuses observations. J'ai observé également le nid de *Cerceris arenaria*. La rencontre au cours de mes fouilles de larves appartenant à des genres voisins, m'a permis de faire des comparaisons, en particulier pour certains détails de morphologie interne.

Le travail qui va suivre est divisé en deux parties : la première est une étude biologique d'un Hyménoptère Prédateur : *Philanthus triangulum* F. ; elle porte sur les points suivants : la construction et la forme du nid, la capture des proies, le cycle évolutif de l'Insecte ; j'ai ajouté à ce chapitre les traits essentiels de la nidification et du cycle évolutif de *Cerceris arenaria* L.

La deuxième partie a pour objet l'étude du développement post-embryonnaire et en particulier des métamorphoses des insectes précédemment cités : *Philanthus* et *Cerceris*.

A chaque chapitre de mes observations, j'ai joint une mise au point succincte des connaissances obtenues par les auteurs sur des sujets analogues.

Etant donné le nombre important de travaux, la diversité des phénomènes, la variabilité de ces derniers suivant les groupes d'Insectes considérés et cela autant qu'on peut en juger d'après les résultats donnés par les auteurs, je me suis borné, pour ne pas surcharger inutilement la partie relative à la bibliographie, à résumer les travaux se rapportant exclusivement aux Hyménoptères.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

CONTRIBUTION A L'ÉTHOLOGIE ET AU DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE DE QUELQUES HYMÉNOPTÈRES PRÉDATEURS (Sphégiens), EN PARTICULIER *PHILANTHUS TRIANGULUM* F.

PREMIÈRE PARTIE

ETHOLOGIE DE *PHILANTHUS TRIANGULUM*

Généralités

Le Philanthe apivore (Philanthus triangulum L.) est un Hyménoptère Sphégien facilement reconnaissable à la coloration de son abdomen qui porte sur un fond jaune des bandes noires triangulaires à sommet dirigé en avant. Cette coloration abdominale est susceptible de variations ; les taches noires peuvent s'atténuer et même disparaître presque entièrement.

Répandu dans toute la région paléarctique (sauf le nord) il se rencontre même en Afrique tropicale (BERLAND 1925). Partout il garde dans le choix de ses proies une constance absolue : tous les observateurs l'ont vu capturer uniquement les ouvrières d'*Apis mellifica* L. Il est à remarquer que les autres espèces de *Philanthus*, et en particulier les deux autres espèces de nos pays, *Philanthus coronatus* F. et *Philanthus venustus* Rossi, sont également des prédateurs de Mellifères : *Halictes* et *Andrènes*.

Commun dans le Massif Central de la France jusqu'à une altitude d'environ 700 mètres, où sa proie habituelle ne manque pas, *Philanthus triangulum* apparaît par une température normale vers la fin juin, début de juillet, rarement plus tôt (il m'est arrivé en 1931 de constater des nidifications le 20 juin).

Les mâles apparaissent les premiers, les femelles quelques jours après.

L'accouplement, autant qu'il m'a été permis d'en juger, s'effectue au vol, peu de jours après la naissance des femelles.

Y a-t-il accouplement multiple ? Aucune affirmation ne peut être donnée sur ce point ; signalons cependant la présence des mâles jusqu'en septembre.

Nidification

La nidification de *Philanthus*, comme celle de beaucoup de Fouisseurs, s'effectue dans le sol en terrains très variés : sablonneux, argileux, marneux, mais possédant malgré tout cette propriété indispensable : la perméabilité. Les points choisis peuvent être soit à surface horizontale : sentiers, bords de chemins, terrains battus, et à végétation éparsse, soit plus ou moins verticaux : talus, carrières abandonnées. Ainsi que pour tous les Prédateurs, l'orifice du nid est orienté au sud ou à l'est ; cette disposition n'est pas spéciale à nos régions, elle est conservée par l'insecte dans des régions plus chaudes (ROTH 1917).

La construction des nids commence peu de temps après la sortie des adultes. On voit les femelles amorcer leurs travaux de fouilles, les interrompre, puis les reprendre en d'autres points ; souvent les galeries d'où elles sont sorties et dans lesquelles elles se réfugient provisoirement les premiers jours leur servent d'amorce pour de nouvelles nidifications.

Il arrive parfois que l'emplacement de l'année précédente soit abandonné, l'Insecte s'installe à une certaine distance où, souvent, d'autres le rejoignent ; il se forme ainsi, sur une surface de quelques mètres carrés, un nouvel emplacement de nidification.

Ces Guêpes d'ailleurs, comme beaucoup d'Hyménoptères, sont attirées par toute cavité du sol dont le diamètre leur permet une exploration facile et l'on voit souvent une femelle de *Philanthus* explorant au vol les talus à bonne exposition, pénétrer par un orifice que prolonge une galerie quelconque, y rester quelques instants et en ressortir pour en explorer un autre à une certaine distance du premier. Quand le choix est fait, au bout de peu de temps, le *Philanthus* commence son travail de mineur et les déblais sont rejetés par l'orifice.

Parfois même au cours de ses pérégrinations, l'insecte se borne à projeter un peu de terre avec ses pattes antérieures, opération

qu'il renouvelle fréquemment sans pousser ses fouilles de façon plus active et celà, quand il se pose sur le sol en un point quelconque.

En terrain meuble, la plupart des Prédateurs réagissent de la même façon au contact du sol dont ils perçoivent la mobilité au moment d'un stationnement : ils rejettent en arrière d'eux, par des mouvements rapides des pattes antérieures, mouvements analogues à ceux effectués pour le creusement du terrier, les déblais extraits du terrain sur lequel ils se trouvent.

L'expérience suivante montre qu'une surface pourvue d'aspérités et meuble est nécessaire pour déclancher les mouvements de fouilles : Un *Philanthe* femelle est enfermé sous une cloche de verre reposant sur une planchette à la surface de laquelle a été répandu du sable fin, les fragments bien étalés forment une couche très mince. L'Insecte après quelques instants d'agitation, pendant lesquels il essaie, en prenant son vol, de s'éloigner du point où il a été apporté, se trouve, à un moment donné, posé sur le sable ; il se met en position de fouille, relève son abdomen, se hausse sur ses membres, ses pattes antérieures rejettent en arrière de lui le sable au fur et à mesure qu'il progresse, il peut ainsi parcourir tout le diamètre du cercle délimité par la cloche et c'est seulement aux points où le bois est à nu qu'il cesse tout mouvement de projection. En liberté, il doit en être de même, une surface lisse ou trop dure pour être entamée par les premiers mouvements de l'Insecte n'est jamais adoptée, mais une fois la galerie commencée, les fouilles continuent malgré la résistance du sol ; j'ai vu creuser des nids, j'en ai fouillé un certain nombre établis dans un terrain entamé avec difficulté par le piochon.

MARCHAL (1893) décrivant les mœurs des *Bembex*, et en particulier de *Bembex rostrata*, constate chez ce dernier la réaction de la *Guêpe* au contact du sol portée à l'extrême : « les *Bembex* sont de véritables maniaques pour creuser le sol, fouillant continuellement et sans raison apparente ». Chez les Prédateurs que nous venons d'indiquer, la construction des galeries, serait due à un réflexe de contact.

Comment s'effectue la construction des nids ? P. ROTH (1917), indique qu'en un point choisi, l'Insecte s'installe, ses pattes antérieures grattent et ratissent, ses mandibules extraient les pierrailles gênantes, le sable est rejeté par saccades et sans arrêt. Rapidement

le terrier se creuse, l'animal s'enfonce dans la cavité, il disparaît aux regards et on ne distingue bientôt plus que le sable rejeté par l'orifice. Ces terriers ainsi construits peuvent atteindre un demi-mètre de profondeur.

J'ai constaté que les déblais des galeries sont sortis par l'Insecte à reculons par un refoulement lent sans projection ; l'orifice primitivement ouvert est bientôt obstrué par le sable que l'animal repousse au moyen de son abdomen et de ses pattes antérieures armées du peigne.

Les débris rejetés forment un cône que l'animal disperse de la façon suivante : haussé sur ses pattes, d'une démarche saccadée, il s'éloigne de l'entrée emportant à reculons avec ses mandibules un fragment de pierre parfois de la grosseur de sa tête, fragment qu'il dépose à une certaine distance du nid à la base des déblais ; revenant vers l'orifice, il projette en avançant progressivement les particules sableuses que ses pattes antérieures, par leurs mouvements rapides, rejettent en arrière de lui en les faisant passer sous son corps relevé. Arrivé près du terrier, l'Insecte reprend, à une certaine distance de celui-ci, sa position primitive et revient éparpillant ce qui reste de l'amas de déblais. Après une série d'aller et retour semblables, les alentours du nid sont à peu près nettoyés.

Ce mode opératoire est bien spécial, il éloigne *Philanthus triangulum* de la généralité des Prédateurs étudiés jusqu'ici ; ceux-ci d'après FERTON (1911), ratissent les déblais extraits avoisinant le trou par une marche arrière. Le même auteur cite comme exceptionnel le cas de *Tachysphex fluctuatus* qui « recule dès sa sortie » du terrier jusqu'à une assez grande distance de l'orifice (6 à 8 cm.) c'est seulement en revenant au trou qu'il repousse la poussière en la projetant derrière lui ».

Le *Philanthe apivore*, au moins au début du creusement de son terrier, emploie donc la méthode de *Tachysphex fluctuatus*.

Tant que l'Insecte se borne à son travail de mineur, l'orifice du nid reste béant, même en terrain horizontal. Mais quand l'apport des provisions a commencé, les fouilles continuant pour la construction de nouvelles cellules, les particules rejetées au dehors ne sont plus étalées régulièrement et se présentent sous la forme d'un cône plus ou moins régulier obturant l'entrée.

Toutes les fois que l'Insecte s'éloigne de son terrier commen-

cé, il effectue dans l'air, en avant et autour de l'orifice, un vol analogue au vol de reconnaissance des Abeilles près de la ruche.

De même que les *Ammophiles* (RABAUD 1919) les *Philanthes* gravent dans leur mémoire l'image des alentours de l'orifice et en particulier la forme et la disposition des déblais.

A son retour qui s'effectue toujours au vol, l'Insecte s'abat sur les déblais en avant du trou après avoir effectué quelques balancements à droite et à gauche, il est très rare que la prise de contact avec le sol s'effectue sur les bords de l'orifice aussi bien quand la Guêpe arrive seule qu'au moment du transport des proies.

Si pendant l'absence du *Philanthe*, on aplanit les alentours de l'entrée, en dispersant le plus complètement possible le cône de déblais, l'Insecte éprouve les plus grandes difficultés à pénétrer dans son nid, il fouille en tous sens dans le sable et n'arrive à ses fins qu'après un certain nombre d'essais infructueux.

BOUVIER (1900) a décrit une modification du comportement de l'Insecte en rapport avec les lieux de nidification. L'apport d'une proie et son introduction est suivie de la fermeture du terrier par la Guêpe qui vient d'y pénétrer. Cette obturation se produit également au départ de l'Insecte pour la chasse. Ceci en terrain plat à la surface des dunes. Mais pour des nidifications dans des parois verticales, l'orifice reste toujours béant pour les deux cas envisagés ci-dessus. L'auteur attribue au lieu de nidification les différences que présentaient dans leurs habitudes « les *Philanthes* de la dune et leurs frères de la brèche ». Dans le premier cas, le terrain étant relativement meuble, l'introduction des proies produisait d'abondantes dégradations nécessitant un nettoyage des galeries se traduisant par l'obturation du terrier ; le terrain relativement compact de la brèche restant intact et aucun déblai ne se trouvant, de ce fait, à la disposition de l'Insecte, l'orifice restait béant.

Est-ce bien l'Insecte qui change ses façons d'agir, et celles-ci sont-elles sous la dépendance directe de l'emplacement de son nid ?

Un certain nombre d'observations m'ont permis de constater, quelques instants après l'introduction d'une proie par la guêpe, la fermeture de l'orifice par des déblais que l'insecte accumule près de l'entrée et cela, qu'il s'agisse d'un talus vertical ou d'un terrain horizontal. Parfois un laps de temps assez long sépare le moment de l'entrée de l'insecte de celui de l'obturation de l'orifice. On peut même voir, et cela se produit quand le nid est profondément creusé

dans un talus vertical, l'orifice rester béant pendant presque tout le jour au moment où l'insecte s'occupe surtout de la capture des proies et de leur introduction dans le nid. Le matin et dans la journée si le temps n'est pas favorable à la chasse (ciel couvert) l'insecte profite de ses loisirs pour continuer ses fouilles et il lui arrive en repoussant les fragments enlevés des galeries d'obturer complètement l'orifice de son terrier. Quant au fait de boucher l'entrée du nid au moment de reprendre son vol, c'est une manifestation instinctive causée par le contact du sol, analogue à celle que l'on constate au début des fouilles : si l'on examine d'une façon précise les mouvements exécutés par la guêpe, on constate que les particules de terre sont projetées aussi bien à côté que sur l'orifice, il arrive le plus fréquemment que celui-ci est simplement bouché par l'éboulement naturel des déblais.

C'est donc plutôt par pur hasard que l'orifice se trouve obstrué. Cette fermeture de la galerie d'entrée est d'ailleurs pour la conservation de l'espèce d'une utilité constestable, les parasites (*Chrysides* en particulier) n'en pénètrent pas moins dans le nid pour effectuer leur ponte ; le tampon de terre meuble servant de bouchon est rapidement traversé et la protection qu'il offre est toute relative.

Les statistiques des nids creusés en terrain meuble où la galerie d'entrée est souvent fermée nous montrent une action parasitaire aussi intense que dans les nids où l'orifice est largement ouvert.

Description du nid

LATREILLE (1802, LEPELETIER SAINT-FARGEAU (1841), LUCAS (1867), FABRE (1891), font une description souvent sommaire et toujours incomplète du nid.

VERHOEFF (1892) représente un nid de *Philanthus* (fig. 1), « Système ramifié creusé dans le gravier et le sable. La galerie principale et les cellules I et II avaient une position à peu près horizontale, la cellule III était dirigée vers le haut ».

Le dessin et la description manquent de précision et sont en partie inexacts.

ROTH (1917) est plus précis « le couloir se termine par une loge, parfois plusieurs loges sont branchées sur le conduit principal »,

BROCHER (1928) décrit l'alvéole où se trouve le cocon.

La structure exacte du nid n'est décelable que dans des conditions vraiment appropriées : la fouille des nids souterrains tels que ceux de *Philanthus*, malgré le repérage des galeries d'accès, expose à bien des déboires : les éboulements occasionnés par le piochon dans ces terrains meubles, obstruant les galeries de dimensions relativement réduites ; dans la plupart des cas, seules les cellules



FIG. 1. — Nid de *Philanthe* d'après Verhoeff. I, II, III, Cellules.

par suite de leur plus grande taille, peuvent s'observer ; toutes ces raisons expliquent l'imprécision des observations et parfois leurs erreurs.

Par suite de circonstances favorables dues en particulier à la nature du sol relativement compact dans lequel nidifiaient les Insectes que j'étudiais, il m'a été possible de distinguer les détails du nid, détails que j'ai trouvés semblables dans tous les cas.

En terrain horizontal, le nid se compose d'une galerie principale de 10 à 13 mm de diamètre environ, s'enfonçant obliquement jusqu'à une trentaine de centimètres, où elle devient horizontale. En terrain vertical la galerie principale s'enfonce horizontalement à l'intérieur du sol, en effectuant quelques légères sinuosités. A une profondeur variable suivant le degré d'humidité du sol, elle prend souvent une nouvelle direction tout en restant horizontale, dans quelques cas assez rares elle conserve sa direction primitive. C'est dans cette deuxième partie que se trouvent les cellules.

De la galerie principale (fig. II et III) partent, tous les 4 à 5 cm , des galeries secondaires de diamètre plus réduit (7 à 8 mm) perpendiculaires à la galerie principale ; légèrement recourbées vers le bas à leur départ, elles se redressent pour déboucher après un parcours variant de 4 à 7 cm dans une cavité : la cellule ou alvéole de forme ovoïde à grand axe horizontal.



FIG. II. — Nid de *Philanthus* : coupe longitudinale.

Suivant la dureté du terrain et par suite la difficulté du forage, la longueur des galeries secondaires varie : courtes en terrain dur (4 cm) elles atteignent dans un sol sablonneux et tendre une longueur presque double.

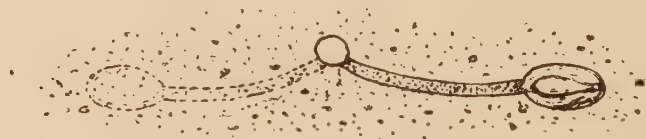


FIG. III. — Nid de *Philanthus* : coupe transversale passant par une cellule.

L'orientation de cette cavité est la même chez tous les Fouisseurs construisant leurs nids dans le sol et que j'ai eu l'occasion d'étudier : *Ammophila sabulosa* L. *Philanthus triangulum* F. *Cerceris arenaria* L., *Bembex rostrata* L., *Bembex oculata*, LATREILLE, *Mellinus arvensis* L., *Crabro alpinus* IMHOFF et divers *Pompilus*, j'ai toujours trouvé la cellule horizontale de forme semblable à celle de *Philanthus*.

Les galeries secondaires, se terminant toutes par une cellule, alternent régulièrement à droite et à gauche de la galerie principale, leur nombre est variable et le plus grand que j'ai observé a

été de onze pour le même nid. Ces galeries secondaires sont toujours garnies de terre meuble : FERTON (1911) avait fait une constatation analogue pour *Bembex olivacea* CYRILLO.

La cellule la plus rapprochée de l'orifice extérieur est la première construite et contient la larve la plus âgée ; la cellule la plus éloignée donne asile à la larve la plus jeune ; l'Insecte approfondit progressivement la galerie principale et creuse galeries secondaires et alvéoles au fur et à mesure de la nidification.

En tout cas, quel que soit le point où s'effectue la nidification, les cellules sont toujours creusées dans une zone où existe une certaine humidité (FERTON, 1911, avait signalé le même fait pour la nidification des *Bembex*) par suite, la profondeur totale du nid est variable ; elle est comprise ordinairement entre 30 et 70 ^{cm}.

La Guêpe s'habitue facilement au voisinage de l'homme ; il n'est pas rare de trouver des ♀ dont les nids creusés à peu de distance les uns des autres, formant ainsi des groupements parfois importants installés en plein centre habité, ainsi que j'ai pu le constater à Clermont-Ferrand, au pied des arbres d'une avenue très fréquentée ; sur les places publiques de certains villages, dans les tas de boue desséchée accumulés de loin en loin le long des routes. Dans tous les cas, des ruches peuplées d'abeilles se trouvent à proximité.

Comportement des mâles

Les mâles n'apportent aucune aide à la femelle pour le creusement de son terrier ; on peut les rencontrer parfois dans les galeries où ils se réfugient en cas de mauvais temps, toute cavité naturelle creusée dans le sol est d'ailleurs susceptible de leur convenir. Comme a pu le constater Bouvier (1904) « les mâles de cette espèce « savent se creuser un gîte et exécutent des travaux de terrassements à la manière des ♀ ; seulement leurs galeries sont plus « courtes et plus étroites. »

J'ai pu constater des réunions de ♂ semblables à celles signalées par BOUVIER dans les terriers d'où sont sortis vraisemblablement les Insectes, mais les mâles pénètrent rarement dans une galerie en construction, je n'en ai jamais trouvé y séjournant ; en revanche, les terriers creusés par les mâles ne sont pas rares ; certains talus en sont littéralement criblés. Souvent éloignés de ceux des femelles, ils leur servent de refuge en cas de pluie et pour pas-

ser la nuit en période de mauvais temps. (Ces habitudes sont à rapprocher de celles des mâles de *Bembex oculata* qui creusent également des terriers qu'ils utilisent de la même façon).

Instinct social. — Les mâles de *Philanthus* manifestent, en dehors des groupements que l'on trouve dans les terriers familiaux, un instinct social assez marqué.

Il y a là une manifestation nette de cet instinct signalé chez un certain nombre d'Hyménoptères, résultat d'une interattraction entre les individus ; Fre CLAUDE JOSEPH (1918), décrit des groupements importants de mâles de *Bembex Brullei*, *Monedula chilensis*, *Sphex Latreillei* ; Et. RABAUD (1927), a étudié les modalités et les caractères particuliers de formations analogues chez les mâles d'*Halictes* ; CRÉVECOEUR (1927) signale des rassemblements de mâles de *Psen pallipes* ; j'ai moi-même trouvé, par une belle journée d'été (20 juin 1927), sur une feuille de cerisier, un groupement de plus de 60 individus de cette dernière espèce.

Il est curieux de remarquer que chez la plupart des Hyménoptères ces groupements sont uniquement constitués par des mâles ; il n'en est pas toujours ainsi ; Fre CLAUDE JOSEPH signale des rassemblements de *Monedula chilensis*, réunions qui se répètent chaque soir aux mêmes endroits et où les deux sexes sont représentés.

D'autres Insectes, normalement isolés, se groupent à certains moments, sans aucun doute sous l'influence de conditions externes particulières qui modifient leur comportement habituel. C'est ainsi que pendant l'hiver, les *Coccinelles* se rassemblent en grand nombre ; il en est de même d'*Annophila hirsuta* dont les groupements s'effectuent à une certaine altitude, les individus tassés sous les pierres, les uns contre les autres ; les *Ceratina* choisissent comme lieu d'hivernation les tiges creuses des ronces dans lesquelles elles s'installent les unes à la suite des autres au nombre de 6 à 8 individus.

Le nombre des individus groupés ne dépasse pas une dizaine chez *Philanthus* : on les trouve le matin sur les feuilles de certains arbustes, rapprochés les uns contre les autres ; de temps en temps quelques-uns prennent leur vol et rejoignent ensuite le groupe ; parfois celui-ci se dissocie assez rapidement. Les jours suivants, il est rare de ne pas trouver au même point quelques mâles tâtant l'emplacement avec leurs antennes (repères olfactifs).

Je n'ai pu étudier la formation de ces groupements ; les arbustes (sureaux) sur les feuilles desquels se trouvaient les individus rassemblés le matin, étant plantés dans un jardin fermé tous les soirs à 18 heures (Jardin Botanique de la ville de Clermont-Ferrand).

Les Insectes ne retirent aucun avantage de ces rassemblements, ce n'est ni une question de nourriture, ni une question de défense qui entre en jeu, ce n'est pas non plus, comme l'a montré RABAUD, une attirance quelconque pour le point où se produit le groupement mais bien une attraction mutuelle, une interattraction entre les différents individus.

PICARD (1933) a montré par de nombreux exemples, pris dans toutes les séries animales que la vie sociale avait pour origine une tendance naturelle au rapprochement entre les êtres d'une même espèce.

Capture des proies

Comme il est de règle chez les Prédateurs, la femelle seule capture des proies qu'elle paralyse ou tue en les piquant de son aiguillon, les mâles étant dépourvus de ce dernier organe ne manifestent aucune réaction au voisinage des victimes utilisées par la ♀.

La plupart du temps, le *Philanthe* ne semble pas rechercher l'*Abeille*, parfois on le voit exécuter des vols à faible hauteur frôlant les extrémités fleuries des plantes sur lesquelles il se pose habituellement, passant près d'une Abeille en train d'absorber le nectar, il la saisit brutalement. Ces recherches s'effectuent sans aucun doute sous l'action de certaines hormones au moment où l'animal est pressé par la ponte. Le plus souvent il butine sur les fleurs comme les autres Hyménoptères ; on le trouve surtout sur les Ombellifères, le thym et autres plantes mellifères à corolle très courte. Il vagabonde allant d'une fleur à l'autre, absorbant les matières sucrées, paraissant indifférent à ses voisins.

FABRE (1891) et par la suite ROTH (1917) ont, dans un style coloré, indiqué les différentes phases du drame ; la Guêpe faisant choix de sa victime, bondissant sur elle ; les deux adversaires roulent sur le sol, enfin le *Philanthe* prend le dessus « d'un coup d'aiguillon dans le col de sa victime » il la paralyse.

Le *Philanthe* comprime ensuite l'abdomen de sa victime et

suce goulûment le nectar qui s'échappe par la bouche, cette dernière opération peut se renouveler plusieurs fois.

J'ai eu fréquemment l'occasion de voir dans la nature le *Philanthe* capturer son *Abeille*, j'ai également fait opérer la Guêpe sous cloche. C'est FABRE qui, le premier, a tenté cette expérience qui réussit d'une façon remarquable. Il suffit de mettre en présence sous une cloche de verre quelques Abeilles et une femelle de *Philanthe* ; on dispose également sous la cloche quelques fleurs mellifères sur lesquelles les Insectes pourront venir butiner. Tout d'abord la Guêpe ne semble pas se préoccuper de ses voisines. Brusquement ses antennes s'agitent et l'animal bondit sur une *Abeille* à proximité. Saisie à la partie supérieure du cou par les mandibules du *Philanthe*, elle cherche désespérément à s'échapper de l'étreinte de celui-ci, ses ailes vibrent fortement, son abdomen s'agite en tous sens, l'aiguillon fait saillie et exécute des mouvements alternatifs de va et vient. Le Prédateur courbe son abdomen dont la pointe glisse à la face ventrale de l'Abeille, jusqu'au moment où il arrive à la base de la tête, à ce point l'aiguillon s'enfonce ; au bout d'un instant, très court, la proie est immobilisée.

La brusquerie avec laquelle l'Hyménoptère bondit sur sa proie offre les caractères d'un véritable tropisme, c'est l'action d'un véritable stimulus externe : l'attraction exercée par la vue de la proie ou par son odeur sur le système nerveux du Prédateur ; les antennes de celui-ci manifestent une grande agitation, il ouvre démesurément ses mandibules et brutalement se précipite sur l'Abeille. Les actes successifs que nous venons d'indiquer se répètent toujours dans le même ordre et aussi souvent que le Prédateur se trouve près d'une Abeille vivante : la capture de la proie offre toujours un caractère d'impérativité ; il semble qu'il en soit de même chez tous les Prédateurs.

Pendant ces différentes opérations, il arrive que l'extrémité de l'abdomen de la Guêpe qui semble tâter les surfaces en contact s'arrête un instant sur le thorax de sa victime où existent des points par lesquels l'aiguillon pourrait pénétrer. (LATREILLE indique une piqûre en ce point) ; il ne semble pas qu'il y ait action du venin, car les mouvements de l'Abeille ne sont nullement ralentis ; les pattes continuent à s'agiter ; les ailes de battre violemment ; il n'en est pas de même au moment de la piqûre à la base de la tête ; presque immédiatement c'est l'arrêt de tout mouvement. Cette rapidité d'ac-

lion frappe l'observateur qui voit passer la proie de l'activité la plus grande à une torpeur presque absolue.

On ne peut invoquer pour la non piqûre au thorax la résistance opposée par celui-ci au dard de la Guêpe ; il y a des points où la piqûre pourrait se produire facilement : les régions intersegmentaires ou la base des pattes. J'ai pu constater sur moi-même l'action de l'aiguillon, celui-ci pénètre très bien à travers la peau humaine, au moins dans ses parties les plus fines, en particulier les régions interdigitales beaucoup plus résistantes que les fines membranes articulaires de l'Abeille.

La piqûre produit au moment où elle s'effectue une sensation aussi vive qu'une piqûre de Mellifère, mais la douleur disparaît en quelques minutes.

Y a-t-il une position favorable permettant à l'animal de faire saillir son aiguillon ? Il semble qu'il en soit ainsi. Quand le Philanthe est saisi entre les doigts par le thorax et légèrement comprimé, il recourbe fortement son abdomen dont l'extrémité vient s'appliquer vers la tête, l'ensemble forme un anneau presque fermé ; à ce moment, on peut voir l'aiguillon faire saillie. Posé à plat sur la main et maintenu par les ailes, l'Insecte cherche à se hausser sur ses pattes ou à se coucher sur le flanc pour recourber son abdomen, l'aiguillon ne faisant pas saillie quand l'abdomen est allongé.

Pour piquer, le Prédateur doit donc incurver fortement son corps, si à ce moment l'aiguillon rencontre un point où il peut pénétrer, le venin est injecté. Il n'y a pas de point précis et connu de l'Insecte où se produit la piqûre. De nombreuses observations sur les Prédateurs montrent que ceux-ci, piquent au hasard. Or, la Guêpe peut facilement, avec ses mandibules, enserrer le cou de l'Abeille, la préhension s'opérant le plus souvent dans cette région, la piqûre s'effectue en un point très voisin pour les raisons que nous avons indiquées plus haut.

La piqûre à la gorge est donc le résultat d'un comportement spécial, de même que pour beaucoup de *Sphégiens* piquant les *Chenilles*, les *Ammophiles* en particulier, le *Philanthe* ne peut faire saillir son aiguillon qu'au moment où son corps forme un anneau presque complet.

RABAUD (1917) étudiant le comportement de *Mellinus arvensis*, Prédateur de Mouches, conclut, après expérimentation, que la piqûre est le résultat d'un réflexe de contact se produisant au moment où

le sternum de la Guêpe est violemment frappé par la Mouche qui se débat sous l'étreinte du ravisseur. Le coup d'aiguillon dépend de la position de la Melline et de la Mouche.

C'est probablement une réaction du même genre qui fait piquer l'Abeille par le Philanthe, les mouvements violents du Mellifère qui, lui aussi, cherche à étreindre son adversaire pour le piquer, déterminent des chocs qui déclenchent les réflexes de piqûre.

L'observation suivante confirme cette manière de voir : Une *Abeille* (la cinquième opérée par un Philanthe en 20 minutes sous mes yeux) montre après la piqûre les caractères suivants : une démarche hésitante, l'animal titube, tombe souvent sur le côté, les membres ont perdu leurs mouvements coordonnés, les ailes vibrent faiblement et irrégulièrement, l'abdomen s'agite assez fortement dans tous les sens pendant que l'aiguillon fait saillie à l'extérieur. La Guêpe qui venait d'abandonner l'*Abeille* en question après l'avoir comprimée pour absorber le nectar sortant par sa bouche, revient vers elle au bout de quelques minutes et malgré ses mouvements, l'enlace de nouveau sans lui infliger de nouvelle piqûre. Au bout de 10 minutes environ, l'agitation de l'abdomen de la victime se ralentit et l'*Abeille* présentait alors des caractères semblables à ses voisines immobilisées.

Dans le cas précédent, le contact n'était pas assez fort pour déclancher chez le *Philanthe* le réflexe de piqûre.

La Guêpe en observation était pourtant capable de réagir, une autre *Abeille* vivante mise à sa disposition fut opérée quelques minutes après.

La proie immobilisée, la malaxation s'effectue immédiatement, cette opération se prolonge pendant quelques minutes au bout desquelles le Philanthe abandonne sa victime, en particulier pour les captures effectuées sous cloche et quand les réflexes génitaux n'agissent pas ; si la ponte est imminente, l'Abeille est entraînée et cela même en captivité.

La malaxation se renouvelle un certain nombre de fois sur la même proie ; passant à proximité de celle-ci après un premier abandon, la Guêpe la saisit de nouveau mais ne renouvelle jamais sa piqûre, différant en cela de *Cercerie rybyensis* qui pique son *Halicte* à chaque préhension.

Si l'on compare les opérations précédentes effectuées par le

Philanthe sur l'*Abeille* avec celles décrites par MARCHAL (1887) pour le *Cerceris* opérant son *Halicte*, on constate une homologie très grande.

De même que la vue de l'*Halicte* pour le *Cerceris* déclenche chez celui-ci toute une série de réflexes, dont les principaux, sont : la préhension puis la piqure ; la vue de l'*Abeille* ou son odeur fait apparaître dans le comportement du *Philanthe* une série de réactions analogues qui se manifestent par la préhension brutale et la piqure.

La malaxation est moins violente que celle du *Cerceris* sur l'*Halicte*. J'ai examiné de très près le *Philanthe* au moment où il comprime avec ses pattes postérieures l'abdomen de l'*Abeille* sans aucun ménagement, triture avec ses mandibules le cou de sa victime et aspire avec sa langue le nectar qui s'écoule par la bouche ; je n'ai jamais trouvé de blessures semblables à celles que montrent souvent les *Halictes* opérés par le *Cerceris*.

Etat des proies

Les proies sont-elles tuées ou paralysées ? Dans le premier cas le *venin* de *Philanthus* a-t-il une activité spéciale ? est-il plus actif que celui des autres Sphégiens ? ou les proies sont-elles plus fragiles ?

LUCAS (1867) trouve dans les nids 5, 6 ou 7 *Abeilles* engourdies, leurs appendices céphaliques et leurs membres effectuent des mouvements de contraction. Ces mouvements durent une quinzaine de jours.

Pour J. PÉREZ (1880), les *Abeilles* sont paralysées.

FABRE (1891) étudiant la méthode des *Philanthes* conclut à la mort des proies d'où découlerait un certain nombre d'actes exécutés par la Guêpe après la capture : le dégorgement, en particulier, ne pouvant s'opérer sur un animal ayant encore un reste de vie. De cette mort nécessaire résulte un approvisionnement particulier ; le *Philanthe* ne peut mettre toutes les proies en même temps à la disposition des larves, celles-ci ayant besoin d'une nourriture fraîche, il est nécessaire de faire un approvisionnement au fur et à mesure des besoins.

Les fouilles difficiles ont montré à cet observateur des larves à plusieurs stades et dans certaines niches, une *Abeille*, une seule

encore intacte et pourtant un œuf déposé sur la poitrine. « Voilà la « ration partielle, les autres viendront à mesure que le ver grandira. La Philanthe tueur d'Abeilles dépose son œuf sur la première pièce emmagasinée et complète par intervalles le repas « de ses nourrissons ».

La réalité des faits est-elle comme l'indique FABRE et répond-elle à l'apparente logique du raisonnement ?

ROTH (1917) étudiant les mœurs de *Philanthus Abd el Kader*, variété du *Philanthus triangulum* vivant en Afrique du Nord, arrive à des conclusions différentes : « Même triturées par le *Philanthe*, « mes abeilles donnaient signe de vie pendant non 1 minute ou 2, « mais 4, 5 ou 6 heures ».

Des constatations précises faites par cet auteur sur des abeilles opérées sous cloche, ont montré qu'à l'immobilité presque absolue suivant la piqûre succède au bout de peu de temps (une trentaine de minutes) une série de mouvements de plus en plus nets : oscillations de la tête, des antennes, frémissements des pattes, de l'abdomen ; mouvements qui vont s'atténuant de plus en plus. Au bout de quelques heures, temps variable suivant les abeilles, celles-ci ne donnaient plus aucun signe de vie.

J'ai, pour mon propre compte, eu entre les mains un grand nombre d'abeilles emmagasinées depuis peu de temps par les *Philanthes* : celles en particulier trouvées dans les alvéoles avec des œufs non éclos ; d'autres venant d'être opérées par la Guêpe sous mes yeux ; les premières, malgré l'examen le plus attentif, ne m'ont jamais montré le moindre signe de vie, la décharge électrique elle-même n'a pas été capable de leur faire effectuer un mouvement quelconque ; quant à celles piquées par la Guêpe enfermée sous cloche, elles présentent les caractères indiqués par ROTH : après la piqûre, une torpeur presque absolue, puis quelques tressaillements spasmodiques des tarses et quelquefois des mouvements lents de faible amplitude des antennes, manifestations variables suivant les abeilles, devenant de plus en plus nettes sans jamais être très fortes, puis s'atténuant progressivement en quelques heures au point de n'être plus visibles. Une seule abeille, sur une trentaine environ, a survécu plus 7 heures, toutes les autres ont cessé tout mouvement après deux heures. Après 12 heures, aucune réaction ne se produit plus à la décharge électrique.

Les proies d'abord paralysées meurent rapidement et à ce

sujet, nous pouvons rapprocher les observations précédentes de celles faites par MARCHAL (1887) sur les *Halictes* capturées par *Cerceris rybyensis* (*ornata*). On trouve sur ces proies tous les intermédiaires entre la mort rapide et la paralysie qui laisse dans l'organisme un reste de vie pendant quelques jours. La piqure seule du *Cerceris* est incapable de provoquer une paralysie complète : l'*Halicte* peut encore effectuer quelques mouvements d'une certaine amplitude ; la malaxation brutale qui fait suite à la piqure achève l'effet de celle-ci, il en résulte la paralysie totale ou la mort.

Les abeilles simplement piquées par le *Philanthe* offrent-elles les caractères des *Halictes* après la piqure du *Cerceris* ? J'ai immédiatement après l'opération, dégagé l'abeille des pattes du *Philanthe*, l'expérience a été renouvelée plusieurs fois et j'ai constaté ceci : après la piqure, l'abeille régurgite souvent et naturellement, le nectar contenu dans son jabot ; ce rejet de substances contenues dans le jabot a été constaté du reste pour de nombreux Hyménoptères que l'on saisit brutalement : chez les *Odynères* en particulier. La Guêpe prédatrice qui comprime l'abdomen facilite et amplifie l'opération, mais ne la provoque pas toujours. Par la suite, les abeilles simplement piquées offrent des caractères très sensiblement identiques à ceux des abeilles dont le jabot a été tari par opération brutale, et je n'ai pas constaté que les manifestations vitales aient chez elles une durée supérieure.

MELLOR (1927) examinant deux abeilles opérées par le *Philanthe* le 8 septembre, constate le 11 que le corps est encore flexible et mou, tandis que « la plupart des Insectes se dessèchent et durcissent sous le climat (ceci se passe en Egypte) en moins de temps que cela. » Cette observation montre que la piqure est insuffisante pour causer la mort immédiate malgré les apparences.

Les abeilles sont toujours introduites dans le nid après le dégorgeement, qui peut même se continuer dans les galeries, car il n'est pas rare de trouver une ou deux abeilles près d'une guêpe en pleine activité de fouilles. Dans ce cas, les proies avaient été prises par le *Philanthe* pour son propre compte ou comme provisions futures pour les alvéoles en construction ; j'ai constaté ce fait surtout en période pluvieuse où des alternatives de beau et de mauvais temps gênaient l'insecte dans ses chasses.

Quoiqu'il en soit, les proies mises à la disposition des larves sont rapidement atteintes par la mort : ce sont de véritables cada-

vres et non des proies fraîches qui sont consommées ; les abeilles sorties des nids sont molles et dégagent une odeur caractéristique indiquant un début de putréfaction.

Cette mort rapide est une conséquence non seulement de la piqure, mais également de la physiologie de l'abeille : idée émise par ROTH (1917) et MELLOR (1927), que je partage entièrement ; il est difficile de conserver vivantes plus de 24 heures des abeilles enfermées sous cloche, même en leur fournissant des matières sucrées qu'elles absorbent mal ; on les voit s'épuiser en efforts pour s'échapper et tomber mourantes en peu de temps.

D'autre part, FABRE avait remarqué une plus grande longévité dans les proies paralysées que l'on peut nourrir (*Grillons* et *Ephipigers*), pour les *Abeilles* il n'est pas douteux que le manque de nourriture (le jabot étant plus ou moins vidé) contribue à hâter la mort.

Beaucoup d'abeilles capturées par le *Philanthe* le sont uniquement pour leur utilisation immédiate par la guêpe qui, après avoir vidé soigneusement le jabot de ses victimes, les abandonne sur place, souvent à une certaine distance, parfois à proximité de son nid.

FABRE avait émis l'opinion que les Abeilles étaient vidées par la mère pour que les larves puissent les consommer impunément : le miel est en effet toxique pour les larves ; ayant enduit de cette substance des abeilles prises dans les terriers et les ayant offertes aux larves, celles-ci moururent, rebutées par ce mets. A ce sujet, une série de remarques sont à faire : le jabot ne contient pas de miel, mais du nectar ; il existe entre les deux une différence sensible : le premier est un sirop épais, l'autre un liquide sucré très étendu d'eau ; il ne semble pas que le nectar soit toxique, car des abeilles données aux larves, abeilles prises immédiatement après la piqure et certainement non encore vidées entièrement malgré le rejet d'un peu de liquide par la bouche, ont été consommées sans aucun dommage.

L'examen de l'intestin moyen des larves de *Philanthe* montre un contenu dans lequel on reconnaît facilement des grains de pollen fournissant une preuve de l'utilisation du tube digestif de l'Abeille sans résultat néfaste pour le *Philanthe*.

La paralysie des proies est-elle d'une utilité quelconque pour la conservation de l'espèce et les larves exigent-elles pour leur déve-

loppement normal des proies non encore mortes ou tout au moins fraîchement tuées ; pour cette dernière raison, la mère est-elle dans la nécessité d'apporter les provisions au fur et à mesure des besoins ?

Que la proie soit paralysée ou qu'elle soit morte, les larves des Prédateurs s'en nourrissent sans risque : Les *Halictes* (MARCHAL, 1886) donnés aux larves de *Cerceris rybyensis* sont morts, quelques-uns présentent même des signes de décomposition, il en est de même des *Chenilles* qui sont la proie d'*Ammophila heydeni* (RABAUD, 1919), les *Abeilles* du *Phlœanthe* sont également de véritables cadavres au moment où elles servent de nourriture .

La capture de l'*Abeille* aurait-elle pour but « l'intérêt individuel » du ravisseur par le fait qu'il fait dégorger à sa proie le nectar dont il semble friand. On pourrait le supposer. En tous cas, la nourriture ainsi acquise n'est pas absolument nécessaire, car l'Insecte peut butiner sur les fleurs comme la plupart des Prédateurs. Les mâles se nourrissent exclusivement de substances sucrées ainsi recueillies ; la durée de leur vie n'en est pas moins aussi longue que celle des femelles : de Juin à Septembre.

En définitive, la capture, la malaxation, sont les résultats de réflexes mis en branle par des stimuli externes : la vue ou l'odeur de l'*Abeille* ; le comportement n'appartient pas à l'organisme, il est le résultat de la réponse de cet organisme à une sensation venant de l'extérieur.

Transport des proies

Le transport s'effectue au vol pour la plus grande partie du parcours. Après piqure et malaxation, la Guêpe saisit sa proie par une antenne au moyen de ses mandibules et la traîne sur le sol en l'enserrant avec ses pattes moyennes.

Elle prend son vol à peu de distance du point de capture et, maintenant l'*abeille* contre elle, ventre à ventre, au moyen de ses six pattes, elle l'emporte vers son terrier près de l'entrée duquel elle choit avec son fardeau. Effectuant ensuite pédestrement le peu de distance qui la sépare de l'ouverture, tout en maintenant sous elle sa proie, elle pénètre dans son nid.

Disposition et nombre des proies

Déterminisme du sexe

Les abeilles sont disposées dans les alvéoles de la façon suivante : sur le dos, les ailes un peu écartées formant un appui stable ; les pattes sont légèrement contractées, la tête toujours à l'opposé de l'orifice de la galerie aboutissant à la cellule.

Le nombre de proies est variable suivant les cellules dont les dimensions diffèrent. Ces cavités mesurent les unes 25 $\frac{m}{m}$ de longueur sur 15 $\frac{m}{m}$ de hauteur — elles sont peu nombreuses et contiennent 5 abeilles ; les autres plus réduites : de 20 $\frac{m}{m}$ de longueur sur 13 $\frac{m}{m}$ de hauteur, servent de logement à 2 abeilles.

L'approvisionnement plus ou moins abondant suivant les cellules, correspondant à un être de sexe déterminé, pose un problème biologique d'un grand intérêt.

De nombreuses observations et expériences faites, aussi bien sur les Végétaux que sur les Animaux, ont montré qu'en modifiant les conditions de la nutrition générale on arrivait à déterminer le sexe.

Les recherches de MALAQUIN sur les *Monstrillides* (1901) établissent un rapport entre le nombre des parasites sur le même hôte et leur sexe, l'individu ♀ est toujours isolé ; dans le cas de plusieurs parasites, ceux-ci sont de sexe ♂. Les embryons de *Bonellie* sont d'après BALTZER (1914) susceptibles de donner soit des ♂ quand ils sont en contact d'une femelle soit des ♀ quand ils sont libres. De même, certains Hyménoptères parasites étudiés par PATTERSON (1917) donnent des individus appartenant aux deux sexes dans un même essaim provenant de la fragmentation d'un seul œuf. Le sexe paraît donc être, au moins dans les exemples précédents, sous la dépendance des facteurs externes. Le phénomène précédent serait à rapprocher de la production des gynandromorphes.

Dans un travail plus récent de VANDEL (1932) sur le déterminisme du sexe chez quelques parasites, en particulier chez les *Xenos*, l'auteur montre que la femelle est toujours isolée ou en nombre peu élevé dans un même hôte, les mâles étant le plus souvent relativement nombreux. Les expériences de J. R. CHRISTIE sur *Mermis subnigrescens* (1929) de CAULLERY et COMAS, corroborent

ces résultats. VANDEL concluerait plutôt à l'élimination du sexe ♀ dans le cas d'un grand nombre de parasites, les mâles trouvant un milieu favorable malgré leur abondance. Pour les autres auteurs, la présence ou l'absence du sexe ♀ serait sous la dépendance de la nutrition.

Le sexe est-il, chez les Hyménoptères, sous la dépendance de la nourriture ou sous l'influence d'autres causes externes ? le déterminisme est-il épigamique ?

Chez les Mellifères, ainsi d'ailleurs que chez les Prédateurs, il existe entre les deux sexes une différence morphologique, portant en particulier sur la taille, différence parfois très grande ; le dimorphisme sexuel est toujours net et dans la majorité des cas, les dimensions des individus sont en faveur des ♀. La masse des provisions mises à la disposition des larves est variable, la plus abondante sert aux femelles, les mâles ayant à leur disposition des vivres en quantité plus réduite ; *la ration est en rapport avec le sexe*.

Cette quantité de nourriture n'a pas d'influence sur le sexe, l'action se fait sentir uniquement sur la taille. DESCY (1924) a constaté pour les *Osmies* qu'avec de faibles provisions les mâles sont petits, ils sont beaucoup plus gros, parfois même aussi gros que les femelles, quand les provisions sont abondantes.

Une diminution dans la masse des vivres, pour des larves à provisions abondantes, arrête le développement quand cette réduction est trop forte, ou donne des femelles dont la taille est inférieure à la normale.

Quelques Hyménoptères parasites sont des exemples naturels qui permettent de conclure sur l'action de la ration alimentaire. Les *Dioxys* et les *Sapyga* ont pour un même sexe une taille variant du simple au double ; il en est de même des *Leucopsis*.

La quantité de nourriture n'a donc chez les Hyménoptères cités, aucune influence sur la détermination du sexe.

En est-il de même pour les Prédateurs et en particulier pour *Philanthus triangulum* ?

Voici les résultats de l'expérimentation que j'ai tentée : Onze larves que je considérais comme des larves ♂ d'après les provisions que je trouvais près d'elles (2 abeilles) ont été pourvues d'un nombre de proies bien supérieur (5 abeilles) égal à la ration des ♀ ;

dans tous les cas, le résultat a été le même ; les larves ont consommé les deux Abeilles de leur ration primitive ; elles en ont rarement entamé une troisième, le supplément de la ration n'a pas été utilisé ; après transformation, ces larves m'ont toutes donné des imagos ♂.

Un essai fut tenté également avec des larves ayant un approvisionnement de 5 Abeilles ; avant consommation de la 2^e proie, j'enlève les trois suivantes, la ration nouvelle correspondant à celle du sexe mâle. Des 3 larves sur lesquelles se fit l'expérimentation, aucune n'arriva à filer son cocon. Il ne semble pas, de même que dans le cas précédent, que la ration agisse pour donner à l'être un sexe déterminé.

Le cas de *Philanthus triangulum* se ramène donc à celui des Mellifères.

Pour un grand nombre d'animaux, le sexe est déterminé à la ponte (détermination syngamique) l'œuf pondu est ♂ ou ♀ et la nourriture consommée par la larve ne semble exercer aucune influence pour une évolution dans un sens défini.

Chez les Hyménoptères Mellifères, en particulier, où les œufs sont susceptibles de se développer sans fécondation, l'évolution de ceux-ci donne naissance à des ♂ les œufs fécondés des ♀.

Cette théorie émise par DZIERZON pour les Abeilles sociales où sa vérification a été faite maintes fois, s'applique également aux Abeilles solitaires.

Les recherches de DESCY (1924) sur *Osmia tricornis* montrent que les œufs non fécondés évoluent et donnent toujours des mâles.

En est-il de même chez les Prédateurs et en particulier chez *Philanthus triangulum*.

L'étude de la conformation anatomique des organes génitaux montre chez ceux-ci des dispositions analogues aux organes des Abeilles sociales et des Abeilles solitaires. La femelle possède deux ovaires à 3 tubes ovariens chacun ; en rapport avec l'oviducte commun se trouve placé un réceptacle séminal où s'accumulent les spermatozoïdes au moment de l'accouplement.

On peut donc supposer que les conditions de la ponte sont analogues à celles des Mellifères. Deux sortes d'œufs peuvent être pondus, les uns fécondés donnent des ♀, les autres non fécondés parthénogénétiques donnent des ♂. Il manque à ce raisonnement

dont nous reconnaissons la faiblesse une vérification précise, car rien ne prouve que les deux sexes ne proviennent pas tous deux d'œufs fécondés.

Pareille objection fut faite par J. PÉREZ pour les Mellifères. Les recherches cytologiques faites sur *Apis mellifica* L. par NACHTSHEIM (1913, sur *Osmia cornuta* LAT. par ARMBRUSTER (1913) ont montré que les œufs non fécondés contenant un nombre haploïde de chromosomes évoluent en donnant des ♂, les œufs fécondés donnant des ♀.

Dans l'état actuel de nos connaissances, on ne peut rien assurer, mais il n'est pas douteux que pour les *Prédateurs* comme pour les *Mellifères*, l'étude de la spermatogenèse chez les mâles et l'examen des œufs confirment l'hypothèse émise ci-dessus.

A un sexe déterminé correspond donc pour son développement normal une quantité de nourriture appropriée.

Cette concordance entre le sexe et les proies résulte d'un comportement particulier de la femelle.

On peut dire qu'à l'heure actuelle aucune théorie n'arrive à expliquer de façon satisfaisante cette manifestation qui doit appartenir, comme la plus grande partie des actes effectués par l'Insecte, au domaine de l'instinct.

FABRE (1886) après un certain nombre d'observations et d'expériences sur les *Mellifères*, en particulier les *Osmies*, arrive aux conclusions suivantes : « Tel qu'il provient de l'ovaire, l'œuf n'a pas de sexe déterminé. C'est au moment de la ponte ou un peu avant qu'est reçue l'empreinte finale d'où proviendra le sexe. Pour pouvoir donner à chaque larve l'espace et la nourriture qui lui conviennent, suivant qu'elle est mâle ou femelle, la mère dispose du sexe de l'œuf qu'elle va pondre ».

Pour le même auteur, les œufs seraient tous fécondés et donneraient au gré de la mère des mâles ou des femelles.

A ce mécanisme de ponte ordonnée s'ajoute, chez les Insectes considérés, une complication : la construction ou l'aménagement du nid ; chaque sexe évolue dans une loge de dimensions déterminées : petites loges pour les mâles, grandes loges pour les femelles.

DESCY (1924) opérant sur une *Osmie* méridionale (*Osmia tri-cornis*) espèce qui n'existe pas en Belgique où s'est effectuée l'expérience, aboutit à cette conclusion : Non fécondées, ces *Abeilles*

construisent exclusivement des petites cellules dans lesquelles elles pondent des œufs qui évoluent toujours en mâles.

Dans les mêmes localités une Abeille indigène : *Osmia rufa*, nidifie également, elle construit de grandes cellules dans lesquelles évoluent des femelles et des petites où se forment les mâles.

Entre les deux Abeilles, de comportement si différent, il n'y a, indique DESCY, que la présence ou l'absence de spermatozoïdes dans le réceptacle séminal.

MARCHAL a émis l'hypothèse suivante reprise par BOUVIER : la ponte d'un œuf fécondé ou non s'effectuerait sous l'influence d'un réflexe à la vue de la cellule : œuf non fécondé, œuf mâle pour les petites cellules ; œufs fécondés : œufs femelles pour les grandes cellules.

Toujours avec des *Osmies*, DESCY a tenté d'expliquer le comportement des femelles dont le volume des cellules est rendu anormal par un dispositif particulier ; la nidification s'effectuant en tubes de verre, un piston de liège mobile agrandissant ou rétrécissant le nid en construction ; les Insectes ont toujours réagi à partir du moment où la cellule est commencée, en orientant leur comportement vers la construction d'une cellule de dimensions données.

DESCY conclut à la non existence du réflexe déterminant le sexe à la vue de la cellule : cette dernière n'existant pas au moment où la femelle réalise ou non la fécondation.

Pour mon compte personnel une partie de l'expérimentation prête à critique, en particulier les modifications apportées à la cellule s'effectuant au moment où celle-ci est déjà formée, après la construction de la cloison ; on peut objecter que déjà le réflexe a pu agir et par conséquent déterminer le sexe de l'œuf.

Dans son comportement, l'Hyménoptère agit de façon identique quand l'animal est placé dans les mêmes conditions ; les manifestations instinctives dépendent, dans une large mesure, du milieu extérieur, elles sont les réactions de l'organisme aux influences qu'il subit ; un même organisme placé dans les mêmes conditions manifeste son activité par des actes semblables ; une modification dans cet organisme, le milieu extérieur restant le même apporte une modification au comportement. Suivant que l'accouplement a eu lieu ou ne s'est pas effectué, les Hyménoptères se comportent dans leur nidification de façon différente.

Les variations dans les manifestations instinctives se présentent souvent pour beaucoup d'observateurs comme une erreur de l'instinct ; une observation attentive montre que ces modifications sont les conséquences de modifications soit internes, soit externes.

Ainsi E. BORDAGE a pu faire nidifier dans des tubes de verre où ils se contentent d'édifier des cloisons, les *Pison argentatum* de l'île de la Réunion, qui, normalement, édifient des cellules en terre.

De même E. ROUBAUD a pu constater chez les *Rynchium marginellum*, Guêpes sociales d'Afrique, des différences dans la construction des nids suivant que ceux-ci étaient installés dans le sol ou dans le bois ; les *Synagris* modifient leur mode d'approvisionnement suivant les saisons : durant la belle saison, elles font un approvisionnement massif, en mauvaise saison l'approvisionnement est progressif.

Dans quel ordre se présentent les sexes pour un même nid ?

Les fouilles effectuées pendant l'été au moment où s'effectue la nidification ne donnent pas une idée exacte des nids complets.

Pour voir ceux-ci, il faut, pendant l'hiver, fouiller aux emplacements repérés d'avance. De novembre à mai, on trouve les cocons en place, ce qui permet de trouver facilement les cellules. A cette époque, les galeries sont presque entièrement bouchées par de la terre meuble et cela, non seulement pour les galeries secondaires, mais également pour la partie de la galerie principale où prennent naissance les galeries secondaires. Avant d'abandonner le nid qu'elle vient de terminer, la guêpe se servant des fragments qu'elle arrache à la partie la plus externe de la galerie principale, obture la partie la plus profonde.

Voici les indications données après la fouille de certains nids, pris au hasard de mes notes :

- 1^{er} Nid. — 1^{re} loge : 1 larve mâle dans son cocon ; débris de 2 *abeilles*.
2^e — 1 — — — —
3^e — 1 — — — —
4^e — 1 — — — —
5^e loge : 1 loge vide sans larve ; 2 cadavres d'*abeilles*.
6^e — 1 larve mâle dans son cocon ; débris de 2 *abeilles*.
- 2^e Nid. — 1^{re} loge : 1 larve mâle dans son cocon ; débris de 2 *abeilles*.
2^e — 1 loge vide ; débris de 2 *abeilles*.
3^e — 1 loge vide —

(Autour de ces deux loges, dans le terrain avoisinant, je récolte des pupes de Diptères parasites).

4^e loge: 1 larve mâle dans son cocon; débris de 2 abeilles.

5^e — 1 — — —

6^e — 1 loge vide; débris de 2 abeilles; 1 cocon de *Chryside*.

7^e — 1 larve mâle dans son cocon; débris de 2 abeilles.

8^e — 1 — — —

9^e — 1 — — —

3^e Nid. — 1^{re} loge: 1 larve mâle dans son cocon; débris de 2 abeilles.

2^e — 1 loge sans larve; débris de 2 abeilles; 1 cocon de *Chryside*.

3^e — 1 larve mâle dans son cocon; débris de 2 abeilles.

4^e — 1 — — —

5^e — 1 — — —

6^e — 1 larve femelle dans son cocon; débris de 5 abeilles.

7^e — 1 larve mâle — 2 abeilles.

4^e Nid. — 1^{re} loge: 2 abeilles desséchées sans trace de larve de *Philanthe*.

2^e — pas de larve; débris de 2 abeilles; dans le sol avoisinant, pupes de *Diptères parasites*.

2^e — pas de larve; débris de 2 abeilles; dans le sol tout près de la loge, 6 pupes de *Diptères Parasites*.

4^e — 1 larve mâle dans son cocon; débris de 2 abeilles.

5^e — pas de larve; 5 abeilles intactes, sur l'une d'elles

une petite pellicule raccornie représente l'œuf dont l'éclosion ne s'est pas produite.

D'après le nombre des proies emmagasinées, nous pouvons affirmer que nous nous trouvons en présence d'un œuf femelle.

5^e Nid. — 1^{re} loge: 1 larve mâle dans son cocon; débris de 2 abeilles.

2^e — 1 — — —

3^e — 1 — — —

4^e — 1 — — —

5^e — 1 — — —

6^e — 1 — — —

7^e — 1 loge sans larve; débris de 2 abeilles; 1 cocon de *Chryside*.

6° Nid. — 1^{re} loge: pas de larve; 2 *abeilles* desséchées.

2° — pas de larve de *Philanthe*; débris de 2 *abeilles*; dans le terrain avoisinant, pupes de *Diptères parasites*.

3° — 1 larve mâle dans son cocon; débris de 2 *abeilles*.

4° — pas de larve de *Philanthe*; débris de 2 *abeilles*; 1 cocon de *Chryside*.

5° — pas de larve de *Philanthe*; débris de 2 *abeilles*; pupes de *Diptères* dans son sol avoisinant.

6° — 1 larve mâle dans son cocon; débris de 2 *abeilles*.

7° — pas de larve de *Philanthe*; débris de 2 *abeilles*; pupes de *Diptères* dans le sol.

8° — 1 larve mâle dans son cocon; débris de 2 *abeilles*. 5 *abeilles*.

9° — 1 larve mâle dans son cocon; débris de 2 *abeilles*. 5 *abeilles*.

10° — 1 larve femelle dans son cocon; débris de 5 *abeilles*.

11° — 1 larve mâle dans son cocon; débris de 2 *abeilles*.

C'est le nid le plus important que j'ai eu l'occasion de fouiller, il comprenait ainsi que le montre le tableau ci-dessus, 9 loges mâles et 2 femelles.

Il y a donc dans les pontes beaucoup plus de mâles que de femelles; la proportion des premiers par rapport aux autres est d'après les exemples précédents de 1 femelle pour 9 mâles.

FABRE (1886) publiant les résultats statistiques sur les provisions de *Philanthus triangulum*, indiqua des loges à 1, un certain nombre à 2, d'autres à 3, 4, 5 et même 6 *Abeilles*. Celles à 1 et 2 *Abeilles* seraient destinées aux mâles, les dernières à 3, 4, 5 et 6 *Abeilles* constitueraient la ration des femelles.

J'ai eu l'occasion d'examiner un très grand nombre de cellules, beaucoup plus que ne l'indique FABRE : près de 400 et sur ce nombre, j'en ai trouvé seulement 8 dont les provisions étaient de 3 et 4 *Abeilles*; les 2 nids dans lesquels elles se trouvaient ne contenaient aucune larve.

Au moins pour nos régions du Centre et en particulier pour les points de nidification que j'ai eu l'occasion de fouiller, les cellules à 5 *Abeilles* et surtout à 2, sont de beaucoup les plus fréquentes.

Peu de travaux ont été publiés sur la succession des sexes dans

la nidification d'une même femelle de Prédateurs. J'indiquerai les observations suivantes, les seules que je connaisse : FERTON (1911), donne pour *Tachysphex fluctuatus* : « Il est de règle chez les Hyménoptères que dans le nid les deux sexes se succèdent par séries, le *Tachysphex fluctuatus* semble ne pas faire exception ».

« Des 16 coques recueillies le 17 juillet dans un seul nid de *Fourmis*, j'ai obtenu 13 éclosions, toutes ces guêpes étaient des mâles ».

Un autre nid aurait-il donné une série de femelles ? les observations de l'auteur sont muettes à ce sujet.

Une observation de FABRE (1886) relative à *Solenius vagus*, indique 4 femelles et 1 mâle.

Les pontes des Hyménoptères mellifères (*Osmies* en particulier) ont permis à FABRE (1886) et à POPOVICI-BAZNOSANU (1909), de donner les résultats suivants : Elles commencent par une série continue de femelles et se terminent par une série continue de mâles ; ces derniers avec des provisions moindres et des cellules plus étroites.

Les recherches de POPOVICI-BAZNOSANU montrent en outre qu'il n'y a pas toujours régularité absolue, souvent dans un même nid il y a mélange des sexes.

Non seulement dans les exemples cités ci-dessus, mais dans tous les nids fouillés, la ponte de *Philanthus* débute toujours par des ♂ à l'inverse des *Mellifères* dont la nidification commence par des ♀, les séries offrent une grande régularité : un certain nombre de ♂, puis 1 ou 2 femelles pour chaque nid, les derniers œufs pondus pouvant être parfois des ♂.

La *Guêpe* ne se borne pas à une seule nidification. Dans le courant des mois d'Août ou de Septembre, il n'est pas rare de voir les femelles de *Philanthus* amorcer des galeries dans lesquelles, les jours suivants, elles apportent leurs proies.

L'approvisionnement. — La larve trouve-t-elle à sa naissance les proies nécessaires à son développement complet ou la mère les lui apporte-t-elle au fur et à mesure de ses besoins ? En un mot, l'approvisionnement est-il massif ou progressif ? Cette question posée par FABRE (1891) a été résolue par cet auteur de la façon que l'on connaît : les proies étant mortes ne peuvent être servies d'avance, les provisions sont donc apportées à la larve à mesure de

ses besoins. J'ai déjà répondu au premier point de ce raisonnement : les proies sont paralysées, mais elles meurent rapidement ; nous avons vu également que les larves des *Prédateurs* se contentaient souvent de cadavres.

J'avais cru au début de mes recherches, à un approvisionnement progressif, en me basant sur les renseignements des observateurs qui indiquaient 5, 6 et même 7 *Abeilles* pour chaque loge, car ne trouvant dans chaque cavité qu'un nombre d'abeilles bien inférieur à celui indiqué, je supposais que d'autres proies étaient apportées par la suite. Après de nouvelles observations, je peux affirmer qu'il n'en est rien, comme l'indique l'exemple suivant choisi parmi beaucoup d'autres :

Le 20 juin 1931, je fouille un nid dans lequel vient de pénétrer une femelle portant une abeille ; ce nid est constitué de 6 alvéoles contenant 2 larves dévorant leurs proies et 4 œufs.

L'approvisionnement est ainsi composé :

1 ^{re} loge :	1 larve d'environ 2 jours :	2 <i>abeilles</i> .
2 ^e —	1 — d'un jour environ	2 —
3 ^e —	2 <i>abeilles</i> , dont une porte un œuf.	
4 ^e —	2 —	—
5 ^e —	5 —	—
6 ^e —	2 —	—

Cette dernière est peut-être incomplètement garnie.

Le 22 août 1932 un autre nid me fournit les renseignements suivants :

1 ^{re} loge	:	1 larve mâle dans son cocon ; débris de 2 <i>abeilles</i> .
2 ^e loge	:	1 larve filant son cocon; débris de 2 <i>abeilles</i> .
3 ^e loge	:	2 larves de Diptères au milieu de fragments de 2 <i>abeilles</i> .
4 ^e loge	:	1 larve de Philanthe : 2 <i>abeilles</i> .
5 ^e loge	—	—
6 ^e loge	—	—
7 ^e loge	—	—
8 ^e loge	—	—

De la 4^e à la 8^e loge les larves sont de plus en plus jeunes, ainsi que le montre leur état de développement toutes ces larves sans exception ont à leur disposition 2 *abeilles*, je les considère toutes comme des larves mâles.

Comme j'ai pu le constater dans d'autres fouilles, la ration de

2 ou de 5 abeilles est complète pour chaque loge, au moins pour la grosse majorité des nids (j'ai à un chapitre précédent, cité 2 exceptions).

L'approvisionnement est donc massif, la guêpe capture ses proies après avoir creusé la cellule, introduit dans celle-ci une abeille sur laquelle elle pond un œuf, complète ensuite l'approvisionnement à 2 ou 5 abeilles et cela avant l'éclosion.

Il est à remarquer qu'à chaque apport de proies, l'alvéole est fermé : les galeries secondaires sont toujours garnies de terre meuble que l'insecte enlève toutes les fois qu'une abeille est introduite.

La Ponte — L'œuf

La ponte s'effectue toujours à l'intérieur des cellules, sur une abeille couchée sur le dos.

L'œuf déjà décrit par VERHOEFF (1891) a la forme d'un ovoïde allongé très légèrement arqué, de taille relativement grande vu les dimensions de l'Insecte; il mesure 4 ^m/_m 5 de longueur sur environ 1 ^m/_m de diamètre. Sa couleur est d'un blanc nacré; au cours de son développement, certaines zones peuvent devenir translucides. Il est faiblement collé aux poils de la région prothoracique et placé obliquement par rapport au corps de l'Abeille. L'extrémité qui correspond à la région antérieure de la future larve est appliquée aux poils avoisinants la hanche de la patte antérieure, son autre bout, relevé, est appliqué sur la patte moyenne légèrement fléchie.

Dans chaque alvéole, malgré mes fouilles nombreuses, je n'ai jamais trouvé qu'un seul œuf porté par une seule abeille.

L'œuf est-il déposé sur la première proie emmagasinée, ou sur l'une des suivantes ? La question a été posée pour beaucoup de Prédateurs dont les larves consomment un certain nombre de proies.

Dans le cas d'un approvisionnement progressif, c'est le plus souvent sur la première proie que l'œuf est pondu (sauf pour les *Stizus* et quelques *Bembex* où l'œuf est déposé sur le sable, les proies étant par la suite apportées à la larve au fur et à mesure de sa croissance). Mais si les proies sont entassées rapidement par la mère dans le nid que celle-ci a aménagé, un œuf étant pondu sur l'une ou à proximité des proies, il n'est pas facile d'indiquer à quel moment la ponte a été effectuée.

Le nombre relativement faible d'abeilles mises à la disposition des larves de *Philanthus* permet de résoudre nettement la question.

En fouillant des nids non complètement terminés, dans lesquels les femelles sont encore en train d'ajouter de nouvelles cellules, il arrive parfois de trouver la dernière incomplètement approvisionnée, souvent avec une seule abeille ; celle-ci porte l'œuf, sauf si la mère a été dérangée par les fouilles, ce qui arrive quelquefois quand, effrayée par les chocs de la pioche de l'opérateur, elle sort de sa galerie et s'envole.

L'œuf du *Philanthe* est donc pondu sur la première proie apportée dans l'alvéole.

J'ai signalé que les alvéoles sont toujours creusés dans les parties du sol possédant une humidité appréciable. Cette condition est indispensable pour le développement de l'œuf ; au début de mes recherches, j'ai eu pour cette raison de nombreux déboires. Transportée avec le plus de soins possible, fixés sur la proie, tous les œufs d'abord turgescents, devenaient flasques et se ridaient, l'éclosion ne se produisait jamais.

J'avais d'abord suspecté les fragments terreux plus ou moins anguleux qui dans les fouilles tombent souvent dans l'alvéole contenant l'œuf en place et auraient pu le blesser. Il n'en est rien : la fragilité de cet organisme n'est pas aussi grande et les faibles chocs qu'il reçoit de ce fait ne lui causent aucun mal, ainsi qu'il m'a été donné de le constater par la suite.

J'ai quelquefois trouvé dans certains nids les alvéoles les plus externes avec les abeilles intactes non consommées sur l'une desquelles on trouve l'œuf, représenté par une petite pellicule ridée à son emplacement normal : l'éclosion ne s'était pas produite par suite de la dessiccation du sol entourant l'alvéole pendant une période de sécheresse succédant brusquement à une période de pluie.

Par la suite, après cette constatation, les proies portant les œufs ont été transportées de la façon suivante : prises avec précaution pour ne pas détacher l'œuf, elles étaient introduites isolément dans le fond d'un tube de verre de 12 ^m/_m de diamètre environ : les appendices de l'abeille légèrement écartés du corps la maintiennent en place par leur élasticité. Il suffit d'obturer le tube au moyen d'un tampon de coton hydrophile imbibé d'eau. De la sorte dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau, l'éclosion se produit de façon parfaite.

La présence d'une certaine humidité dans les cellules a également une influence heureuse sur la conservation des proies ; elle permet à celles-ci de garder une certaine souplesse et facilite leur désorganisation par les mandibules des larves.

FABRE (1856) faisait une constatation analogue pour les proies des *Sphex*.

Les *Grillons* servant de proie à ces Insectes, enfermés dans des tubes de verre, se conservèrent en bon état un mois et demi ; dans des cornets de papier, la dessiccation et par suite la mort survenait en moins de quinze jours.

Après cette expérience, il n'est pas douteux que l'humidité ambiante atténue dans une large mesure la déshydratation générale du corps des proies enfermées dans les loges et leur permet de conserver plus longtemps un reste de vie.

La larve

Mes élevages m'ont donné comme durée maximum de développement embryonnaire, 3 jours pour les œufs ♂, la rareté relative des œufs ♀ ne m'a pas permis d'avoir des précisions à ce sujet ; quelques éclosions ont été plus hâtives, elles provenaient sans aucun doute d'œufs pondus depuis un certain temps et dont l'évolution était déjà commencée dans le nid.

La jeune larve dont la partie antérieure se trouve à la naissance vers le point de fixation de l'œuf, manifeste une activité presque immédiate, elle attaque la proie avec ses mandibules presque continuellement en mouvement. Sa région antérieure très extensible pénètre à l'intérieur du corps de l'abeille ; au bout de quelques jours, celle-ci est complètement mise en pièces, il n'en reste que la cuticule chitineuse. Les autres proies sont à leur tour attaquées successivement, l'attaque se produisant en un point quelconque ; souvent la larve pénètre dans le corps de l'abeille par la bouche de celle-ci. A certains moments l'activité se ralentit, une torpeur envahit tout le corps, indices d'une mue prochaine. Après celle-ci l'activité reprend.

La larve subit deux mues et en huit jours environ, après avoir consommé ses proies, elle atteint sa taille maxima variable suivant le sexe de l'imago qu'elle donnera par la suite : 12 à 17 ^m/_m pour les mâles, 22 à 25 ^m/_m pour les femelles.

Description de la larve

LATREILLE (1802) a le premier décrit d'une façon un peu succincte les larves de *Philanthus* :

A leur complet développement il leur trouve 12 à 15 ^{mm} de longueur, dimensions qui correspondent aux larves ♂ les seules qu'il semble avoir connues ; il indique la présence de crochets triangulaires (les mandibules), d'antennules et seulement 2 paires de stigmates.

LUCAS (1867) renvoie à LEPELETIER ST-FARGEAU (1847), qui aurait donné une description de la larve : je n'ai pas retrouvé les renseignements indiqués dans l'ouvrage cité.

Observations personnelles. — Les larves venant d'éclore présentent sous une forme réduite les caractéristiques des larves plus âgées, celles-ci ont une grande ressemblance avec les larves de Prédateurs déjà décrites en particulier celles de *Cerceris bupresticida*, par DUFOUR (1841), de *Sphex flavipennis*, par FABRE (1856), de *Cerceris ornata* par MARCHAL (1887).

Les larves mâles et les larves femelles ont la même morphologie externe, seule la taille diffère ; elles se présentent (fig. iv) sous l'aspect vermiforme des larves d'Hyménoptères ; le corps légèrement courbé en arc au repos, prend en activité une forme plus ou moins rectiligne, la partie antérieure est très extensible : propriété utilisée par la larve pour la recherche de ses proies, leur consommation et ensuite, pour le filage du cocon.

On y reconnaît 13 segments, plus la tête bien distincte. La région dorsale du corps est légèrement plus convexe que la région ventrale, à droite et à gauche du corps se trouve une saillie longitudinale sur laquelle on peut voir des renflements plus accentués correspondant aux segments. La région postérieure se termine en pointe émoussée portant un sillon transversal légèrement courbé correspondant à l'anus. La région antérieure porte la tête (fig. iv), arrondie dans la région frontale, pourvue ventralement d'une bouche autour de laquelle se trouve à la partie supérieure le labre légèrement échancré, recouvrant en partie les mandibules (fig. v) courbes, de couleur brune, pourvues d'une pointe terminale et de deux pointes latérales un peu en retrait de l'extrémité (fig. vi). Sous les mandibules, un labium sur lequel s'appuient deux proéminences : rudiments de maxilles portant chacun deux appendices : les palpes

maxillaires. Sur le labium se trouvent disposées deux paires d'appendices dont les plus externes correspondent aux palpes labiaux; les appendices médians ou filières sont coniques, légèrement tronqués; ils portent à leur extrémité un orifice par lequel passe la soie au moment de la construction du cocon.

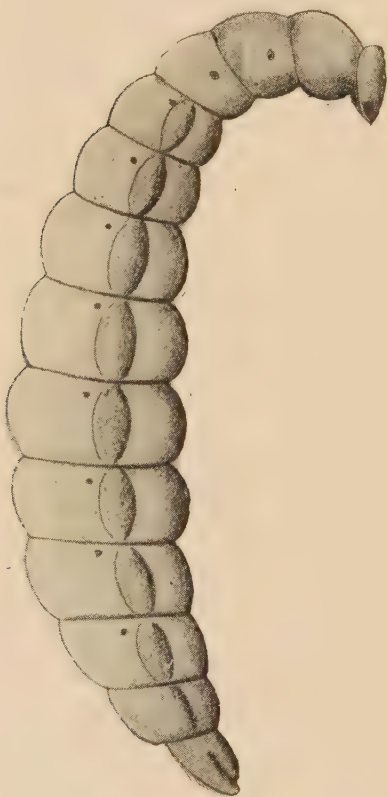


FIG. IV. — Larve active de *Philanthus*.

Au-dessus de l'insertion des mandibules sur deux disques légèrement concaves se trouvent de petites saillies : rudiments d'antennule signalés par LATREILLE que VERHOEFF, pour des larves analogues, avait pris pour des ocelles.

Latéralement on peut voir dix stigmates placés dans la partie antéro-dorsale des segments du 3^e au 12^e.

La coloration des larves est d'un blanc grisâtre avant le filage du cocon; elle devient ensuite d'un blanc laiteux.

On distingue par transparence, le vaisseau dorsal, les grumeaux de substance blanche vus par LATREILLE constitués par les cellules à urates; dans la région centrale, une zone foncée : l'intestin moyen et son contenu, le sac noir.

Le cocon. — Après avoir consommé ses proies, la larve manifeste une agitation continuelle, sa région antérieure effectue des mouvements alternatifs de droite et de gauche

d'une grande amplitude (la tête pouvant arriver au contact des parois de l'alvéole). Les mandibules s'ouvrent et se referment sans arrêt, mouvements faisant présumer la recherche de nouvelles proies; il n'en est rien, car mise en présence d'autres abeilles intactes, celles-ci ne sont point entamées; cette agitation est le prélude de la construction du cocon dans lequel la larve va s'enfermer.

On voit bientôt la tête de la larve offrir les caractères suivants : la lèvre inférieure gonflée forme une saillie accentuée sur laquelle

se détachent en particulier les filières qui laissent échapper un liquide transparent plus ou moins gluant durcissant à l'air.

FABRE (1891) a décrit la construction du cocon par les *Bembex*. J'ai vu les *Philanthus* opérer d'une façon à peu près analogue : les fils soudés par la larve aux aspérités de la cellule forment une trame qui se resserre de plus en plus, constituant un échafaudage, sorte de hamac d'abord, de nasse ensuite, dans laquelle s'installe la larve. Celle-ci serrant ses fils qu'elle soude les uns aux autres, finit par constituer une enveloppe à mailles très serrées dont une extrémité rétrécie et ouverte est directement accolée à l'alvéole, l'autre fermée plus arrondie plonge dans la cavité. Terminée, cette enveloppe de couleur ambrée, possède des parois translucides, permettant de distinguer la larve placée à l'intérieur.

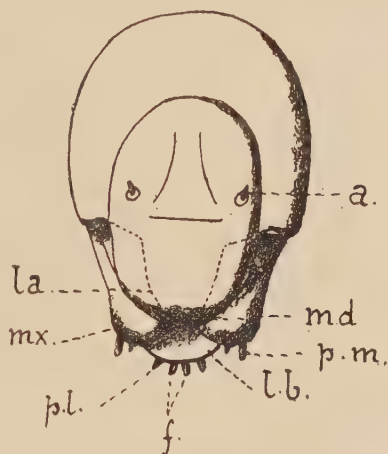


FIG. V. — Tête de larve de *Philanthus* vue de face. *a*, antennes ; *la*, labre ; *md*, mandibules ; *mx*, mâchoires ; *lb*, labium ; *pm*, palpes maxillaires ; *pl*, palpes labiaux ; *f*, filières.

La construction demande 24 à 48 heures, temps variable suivant les larves et peut-être les conditions extérieures.

Le cocon a été décrit par les premiers observateurs. LATREILLE (1802) signale « une coque ellipsoïde formée d'une pellicule mince d'un brun clair ».

D'après LUCAS (1867), le cocon ne serait pas filé mais formé d'une substance qui, en se desséchant, devient une membrane flexible, le tout forme une sorte de bouteille fermée à son extrémité par un bouchon de substance résineuse de couleur noire.



FIG. VI. — Mandibules de larve de *Philanthus*.

FABRE (1881) en donne une description parfaite ; « il a la forme de certaines « fioles homéopathiques » avec col ; l'extrémité de celui-ci est fixée au fond de la cellule sans autre appui ». « On dirait une courte massue implantée par le bout du manche suivant l'axe horizontal de la niche ».

La construction du cocon achevée, la larve, dont la tête est dirigée du côté de la partie arrondie, la région postérieure vers le goulot, garde l'immobilité pendant un certain temps, variable suivant les larves et la température ambiante. Par l'orifice anal d'une façon intermittente, un liquide visqueux de couleur noire s'écoule, l'intestin moyen se vide et son contenu vient se déverser dans le col du cocon. Ces déchets alimentaires mélangés au liquide contenu dans l'intestin postérieur durcissant fortement à l'air et forment le « bouchon de consistance résineuse » dont parle LUCAS, bouchon qui fixe solidement le cocon aux parois de l'alvéole.

J'ai eu l'occasion d'étudier un certain nombre de cocons de Prédateurs se rapportant en particulier aux espèces suivantes : *Ammophila sabulosa* L., *Sphex maxillosus* F., *Cerceris arenaria* L., *Cerceris rybyensis* L., *Bembex rostrata* L., *Bembex oculata* LATREILLE, *Stizus tridens* F., *Crabro alpinus* IMHOFF, et divers *Pompiles* ; les uns sont constitués uniquement par des fils de soie plus ou moins entrelacés en lacs relativement rigides, formant une ovoïde allongé ayant un bout effilé, l'autre arrondi ; tels sont les cocons de *Philanthus*, de *Cerceris* et des *Pompiles* ; ceux des *Bembex* sont différents : ce sont des ellipsoïdes à peu près réguliers formés par une mosaïque de fragments caillouteux cimentés par la sécrétion des glandes séricigènes. Les larves d'*Ammophiles* et de *Sphex* construisent un abri encore plus complexe ; le cocon est double, une pellicule soyeuse externe légèrement plissée contient une deuxième enveloppe, réunie à la précédente par un feutrage plus ou moins lâche qui renferme la pronympe, la paroi interne est tapissée d'un vernis brillant de couleur violet noir.

Dans tous les cocons, on trouve la trace du sac noir, tous portent du côté correspondant à la partie postérieure de la larve un culot de matières noires qui, en se desséchant, deviennent très dures ; dans beaucoup de cas, ces matières servent de ciment et fixent solidement le cocon aux parois de l'alvéole, il en est ainsi pour *Philanthus*, *Cerceris* et les *Pompiles* ; les cocons des *Bembex*, de *Crabro alpinus* ont une extrémité noircie par les déjections et celles-ci sont plus ou moins étalées à l'intérieur du cocon ; il n'est pas douteux que le renflement de couleur noire en saillie sur l'enveloppe interne ainsi que le vernis foncé à l'intérieur n'ait une provenance analogue pour les *Sphex* et les *Ammophiles*.

Tous ces cocons sont reliés aux parois de l'alvéole par une tra-

me très lâche de fils de soie qui, souvent, passent inaperçus aux yeux des observateurs.

Dans les nombreux élevages de *Philanthus* que j'ai tentés, il m'est arrivé de trouver quelques larves dont l'intestin s'était vidé avant l'émission de fils de soie; quelques-unes de ces larves filèrent un cocon. Je n'ai pas rencontré dans la nature de cocon auquel il manquait le bouchon noir placé dans la région rétrécie. D'autres larves me donnèrent des cocons difformes, quelques-unes même se contentèrent d'émettre les fils de soie sans les assembler correctement (vers tapisseries). Ces résultats semblent dus à l'absence d'aspérités sur les parois des tubes d'où une grande difficulté pour la fixation des filaments soyeux; dans une atmosphère sèche la soie émise par la larve perd rapidement ses propriétés agglutinantes; les fils sont d'une couleur blanc opaque, tandis qu'en atmosphère humide le cocon est jaunâtre et translucide. Il se passe un phénomène analogue à celui indiqué par DELMAS (1929) pour *Prisiphora conjugata* DAHLBOM, dont les cocons ont une coloration différente suivant le degré d'humidité de l'atmosphère ambiante.

Le dimensions des cocons normaux sont en rapport avec les dimensions des larves; on en trouve dans les nids de petits variant de 13 à 17 $\frac{m}{m}$ de longueur sur 4 $\frac{m}{m}$ 5 de large, et de plus grands de 20 à 22 $\frac{m}{m}$ de longueur sur 7 $\frac{m}{m}$ de large; ceux-ci sont des cocons femelles, les autres sont des cocons mâles.

Examinées au microscope, les parois du cocon se montrent pourvus de perforations très fines (20 à 25 $\frac{m}{m}$) irrégulières limitées par les fils de soie qui se croisent et s'accolent les uns aux autres.

La pronymphe

Après ces opérations; filage du cocon et rejet du sac noir, la larve a changé d'aspect et sa coloration d'un blanc grisâtre est devenue d'un blanc laiteux. Les différents observateurs qui ont étudié le développement des Prédateurs: MARCHAL (1886) pour *Cerceris rybyensis* L., BAUDOT (1929) pour *Cœlocrabro Walkeri* SCHUCKARD et en particulier NICOLAS (1893) pour *Sphex splendidulus*, de COSTA, ont décrit la forme enfermée dans le cocon comme une larve hivernant; ce dernier naturaliste en particulier la désigne comme une deuxième forme larvaire. En réalité la larve n'existe plus, je désignerai cet état sous le nom de *stade pronymphal*: la

forme extérieure étant celle d'une larve dont l'anatomie interne a subi de profondes modifications, c'est une *pronymphe*.

Celle-ci va être frappée d'un arrêt dans son développement, d'une diapause qui durera jusqu'au printemps suivant.

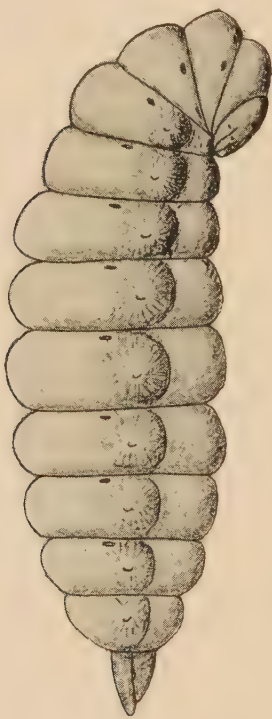


FIG. VII. — Pronymphe
hivernant de *Philanthus*.
Vue de profil. —

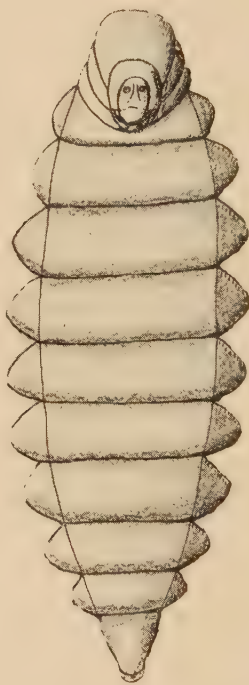


FIG. VIII. — Pronymphe
hivernant de *Philanthus*.
Face ventrale.

De longueur plus réduite que la larve dont elle dérive, la pronymphe se présente sous un aspect trapu (fig. VII et VIII) analogue à la description donnée par MARCHAL de la larve hivernante de *Cerceris*.

La tête rabattue sur la face ventrale offre les mêmes caractères que celle de la larve, les segments sont plus marqués, des bourrelets coniques font saillie sur les faces latérales, bourrelets beaucoup plus accentués que ceux des larves.

La pronymphe immobilisée dans son cocon ne subit aucune modification extérieure jusqu'à la fin du printemps (fin mai, début

Les appendices qui vont donner les membres de l'imago sont pourvus de dents assez accentuées, ces pointes relativement longues dans le membre antérieur représentent le peigne que l'on trouve dans l'imago.

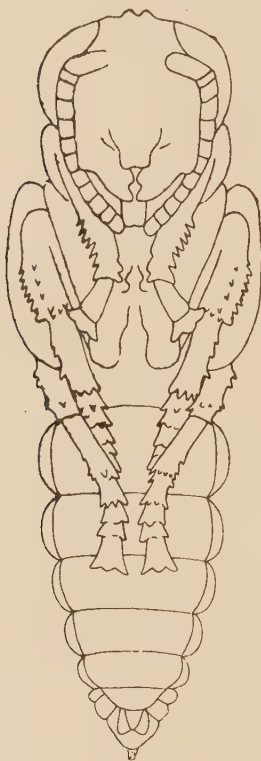


FIG. X. — Nymphe de *Philanthus* femelle. Face ventrale.

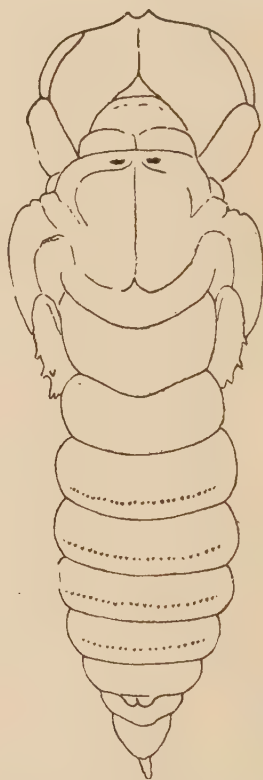


FIG. XI. — Nymphe de *Philanthus* femelle. Face dorsale.

Dans les deux sexes le dernier segment larvaire disparaît, le premier segment abdominal s'accôle au thorax et on ne distingue plus que 8 segments abdominaux.

La région terminale présente à la face ventrale quelques différences dues aux appendices génitaux : chez la femelle (fig. x) appuyé sur deux lobes latéraux, s'aperçoit un lobe médian en forme de cuilleron, chez les mâles les lobes latéraux postérieurs écartés l'un de l'autre sont surmontés de deux lobes plus réduits (fig. xii).

L'imago

Au bout de quelques jours, variables suivant la température, la pigmentation apparaît sous la cuticule nymphale. Débutant par les yeux composés et la région antérieure du thorax, elle se continue par l'extrémité de l'abdomen s'étendant autour des points désignés et envahissant tout le corps de l'animal. Se débarrassant de sa dépouille nymphale flétrie, l'imago, après avoir fendu l'extrémité du cocon au moyen de ses mandibules, prend sa liberté dans la cellule où s'est effectué son développement. Quelques jours d'attente lui permettent de durcir sa chitine; les déchets uriques sous forme de granules blancs sont rejetés par l'anوس (méconium); l'insecte dégage les galeries obstruées et apparaît à la lumière.

Durée de la vie imaginale

L'Insecte se rencontre, dans le Massif Central de la France où je l'ai particulièrement étudié, pendant tout l'été et même une partie de l'automne, de juillet à octobre. La fouille des nids montre pendant toute cette période, des larves à différents stades ou des pronymphes. Après le mois de juillet, date où apparaissent les premiers imagos, provenant des pronymphes de l'année précédente, on ne rencontre plus de nymphes jusqu'à l'année suivante. Il n'y a donc, dans nos régions du Centre, pour *Philanthus triangulum*, qu'une seule génération par an. Les imagos que l'on rencontre en Octobre sont donc nés en Juillet et proviennent tous de la transformation des larves de l'année précédente; ces adultes n'hivernent pas, ils meurent aux premiers froids. Les choses se passent de même dans les régions plus chaudes où l'insecte a été étudié: en *Egypte* (MELLOR, 1927) il ne se rencontre pas avant mars et il disparaît en décembre.

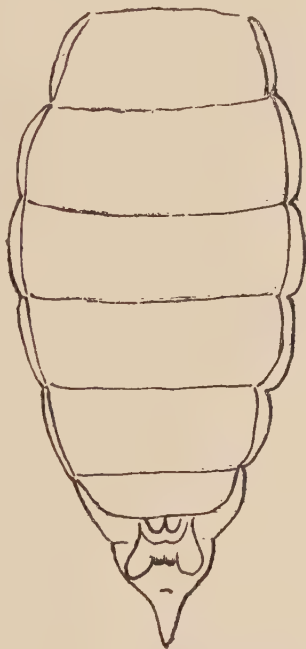


FIG. XII. — Abdomen de nymphe de *Philanthus* mâle. Face ventrale.

NIDIFICATION DE *CERCERIS ARENARIA*

Les observations succinctes relatives à cet Insecte ont été faites dans les mêmes régions : Massif central de la France.

Cerceris arenaria L., apparaît à la même époque que *Philanthus triangulum*, les mâles avant les femelles. Je n'ai pas étudié d'une façon aussi complète que pour *Philanthus* sa nidification et son comportement. Les nombreux observateurs qui s'en sont occupés, en particulier LEPELETIER DE ST-FARGEAU (1841), FABRE (1856-1879), EDM. ANDRÉ (1886), ont constaté l'apport des proies au terrier et ont décrit celui-ci. Ce nid est semblable au nid de *Cerceris ornata* dont MARCHAL a représenté la galerie et les loges creusées à une profondeur ne dépassant pas 20 ^c/_m.

Ces dernières ont la même forme que celles du Philanthe ; dissemblables suivant les sexes, elles sont bourrées de proies constituées par de petits Curculionides.

FABRE, ANDRÉ, ALFKEN (1914), GRANDI (1926) ont cité les insectes suivants :

Sitona callosus, *Sitona lineata*, *Sitona tibialis*, *Cnecorrhinus hispidus*, *Brachyderes gracilis*, *Geonemus flabellipes*, *Otiorynchus maleficus*, *Lixus ascanii*, *Sitona pilosella*, *Otiorynchus raucus*, *Phytonomus punctatus*, *Strophosomus faber*, *Otiorynchus morio*, *Otiorynchus singularis*, *Strophosomus melanogrammus*, *Strophosomus capitatus*, *Tanymecus palliatus*, *Cnecorrhinus plagiatus*, *Lepyrus palustris*, *Caulostrophus subsulcatus*.

A cette liste j'ajouterai : *Otiorynchus ligneus* OLIV; très abondant dans tous les nids, *Strophomorpha porcellus* SCH. en nombre plus restreint.

Les proies de *Cerceris arenaria* sont paralysées et non tuées ; leurs membres sont susceptibles d'effectuer des mouvements d'une certaine amplitude, fait constaté par les auteurs cités ci-dessus.

Le nombre des proies est relativement grand ; deux loges dans lesquelles l'œuf n'était pas encore éclos, m'ont donné : l'une 14 *Otiorynchus ligneus*, et un *Strophomorpha porcellus*, l'autre 15 *Otiorynchus ligneus*. Il ne m'est pas possible d'indiquer à quel sexe correspondait un tel approvisionnement. Des recherches complémentaires seraient à faire, car il n'est pas douteux qu'il existe

comme pour les exemples précédemment cités, un parallélisme entre la taille correspondante à chaque sexe et le nombre des proies.

ANDRÉ (1886) indique pour chaque cellule 6 à 8 Curculionides; FABRE (1879) 8 charançons. GRANDI (1926) a observé un nid contenant 8 victimes.

Si l'on compare ces résultats à mes propres constatations, on peut avancer avec quelques raisons que l'approvisionnement est constitué de 6 à 8 proies pour les mâles et de 14 à 15 pour les femelles.

Quoi qu'il en soit, de même que pour *Philanthus*, les mâles sont beaucoup plus nombreux que les femelles; mes notes me donnent des moyennes variant de 10 mâles pour une femelle à 16 mâles pour 6 femelles.

Le développement larvaire a une durée égale à celui de *Philanthus*; la morphologie externe de la larve, de la pronympe enfermée dans le cocon, la forme de celui-ci sont semblables à ce que j'ai trouvé chez *Philanthus*. J'ai rencontré également deux séries de larves ayant respectivement la taille des séries correspondantes du *Philanthus*, elles correspondent les plus petites aux mâles, les plus grandes aux femelles.



FIG. XIII. — Mandibules de larve de *Cerceris arenaria*.

Quelques différences sont à signaler : les mandibules de la larve sont unidentées (fig. XIII) les filières sont plus rapprochées; les larves ont une coloration jaune qui s'accroît après le filage du cocon; celui-ci est opaque et de couleur feuille morte.

L'hivernage se passe à l'état de pronympe.

Le nymphose s'effectue en mai-juin. La forme extérieure de la nymphe, bien différente de celle de *Philanthus*, est semblable à celle de *Cerceris ornata* décrite par MARCHAL et rapportée par ANDRÉ (1886); on lui trouve 2 paires d'appendices sur la tête : une paire sur le front, une autre en arrière des yeux; quelques segments abdominaux portent latéralement des excroissances coniques et dans leur région dorsale une paire de tubercules.

CONSIDERATIONS SUR L'ELEVAGE DES LARVES

J'ai tenté l'élevage des larves de *Philanthus triangulum* et de *Cerceris arenaria* en vue d'obtenir pour les étudier les différentes phases du développement complet jusqu'à l'imago. Il est relativement facile de mener les larves jusqu'à la construction du cocon et à la transformation en pronymphes. A ce stade elles tombent en diapause, laquelle semble avoir pour cause une déshydratation brutale survenant au moment où les intestins moyen et postérieur se mettent en communication et se vident ; mes essais pour rompre ce repos ont été négatifs, soit en élevant la température, soit en mettant les pronymphes dans un milieu plus humide, conditions qui chez les *Diptères*, déclenchent la reprise du développement (Cousin, 1932), soit ces deux conditions réunies ensemble.

J'ai utilisé pour mes élevages des tubes de verre dans lesquels j'introduisais les cocons renfermant les pronymphes ; les tubes étaient obturés par des tampons d'ouate maintenus humides ; j'ai également utilisé les cellules artificielles moulées dans le sable humide dans lesquelles j'installais les cocons.

Au printemps, malgré la température relativement élevée du laboratoire, les pronymphes ainsi traitées n'eurent pas un développement plus avancé que celles examinées dans la nature.

Presque toutes les pronymphes se transformèrent, les mâles avec une avance sensible sur les femelles. Les nymphes furent obtenues facilement, mais leur développement ultérieur me causa quelques déboires.

La translucidité des cocons des *Philanthus* permet de suivre extérieurement les différentes modifications morphologiques ; il n'en est pas de même pour *Cerceris* où, par suite de l'opacité des cocons, j'étais dans l'obligation d'ouvrir ceux-ci pour vérifier l'état de leur contenu.

Malgré ces conditions en apparence défavorables pour *Cerceris* (la pronymphe sortie du cocon est exposée à une déshydratation qui souvent lui est fatale) j'ai obtenu des imagos et par suite tous les stades allant de la larve à l'adulte.

La difficulté est plus grande pour *Philanthus* et pendant 4 années consécutives, il ne m'a pas été possible d'obtenir d'imagos, les moisissures se développant sur les cocons. C'est seulement en

1933 où toutes les pronymphes que j'avais conservées (au nombre de 12) se sont transformées avec un retard sur celles se développant dans la nature, retard allant de 15 jours à 1 mois. Elles avaient été placées dans un cristalliseur dont le fond était recouvert de sable, maintenu « légèrement humide » ; chacune des pronymphes isolée dans un tube de verre posé lui-même sur le sable. Un disque de verre était appliqué sur le cristalliseur et maintenait l'atmosphère saturée de vapeur d'eau. La température ne s'éleva jamais au-dessus de 15° ; j'obtins ainsi tous les stades de transformations que précédemment j'avais été dans l'obligation de chercher dans la nature par des fouilles répétées.

Cycle évolutif

Le tableau suivant résume le cycle évolutif de *Philanthus triangulum* et de *Cerceris arenaria*.

Œuf (ponte de juillet à septembre), 3 jours environ de développement embryonnaire.

Vie larvaire (consommation des proies) : 8 jours.

Pronymphe hivernant de juillet-septembre à juin de l'année suivante.

Nymphe, 15 juin, 1^{er} juillet.

Imago \ naissance : 1^{er} juillet, 15 juillet.

Imago \ durée de vie : jusqu'à fin septembre, début d'octobre.

Les chiffres donnés ci-dessus sont des moyennes fournies par les élevages et par mes observations dans la nature.

LES PARASITES DE PHILANTHUS ET DE CERCERIS

J'ai, dans un chapitre précédent, indiqué la rencontre de parasites dans certains alvéoles des nids fouillés. Ce sont des parasites des proies ou des parasites des larves.

Les parasites des proies ou *cleptoparasites* ainsi que les a désignées BOUVIER (1921), pondent sur des proies qu'ils n'ont pas capturées eux-mêmes. L'auteur précédent considère sous ce nom des Insectes qui appartiennent sans équivoque au groupe des *Prédateurs*, mais dont l'instinct s'est modifié. Le groupe des *Pompilides* qui capturent des *Araignées*, montre tous les degrés de l'évolution de ce comportement. *Anoplius viaticus* emporte à son nid les proies

paralysées qu'elle rencontre ou qu'on lui présente, les *Priocnemis Vachali* se livrent à de vifs combats, l'un des deux animaux cherchant à emporter la proie que l'autre a capturée ; il en est de même des *Pompilus rufipes* qui parfois aussi pénètrent dans les nids d'autres *Pompiles* et pondent sur la proie apportée par ceux-ci ; les *Ceropales* ne capturent pas d'*Araignées*, surveillant les allées et venues des autres *Pompiles*, ils se faufilent derrière eux avec une dextérité remarquable et pondent sur la proie pendant son transport.

Quoique n'appartenant pas aux Prédateurs, je considère les deux Diptères dont j'ai trouvé les larves dans les nids des *Philanthes* comme de véritables *cleptoparasites*. Ces deux Mouches utilisent la méthode des *Ceropales* ; l'une est déjà connue : *Metopia leucocephala* ROSSI et signalée par GRANDI (1926) comme parasite des *Philanthes* ; l'autre : *Sphecapata albifrons* RONDANI a été donnée par FERTON (1911) comme parasite des proies de *Tachysphex mantiraptor*.

Les mœurs de ces deux Insectes sont identiques : tapis près des nids de *Philanthus*, ils attendent l'arrivée d'une femelle portant sa proie ; prenant leur essor ils viennent se placer derrière la guêpe ; celle-ci s'aperçoit de leur manège et essaie par des changements brusques dans son vol de dérouter les *Diptères*. Elle finit par se poser avec sa proie près de l'orifice de son nid et pénétrer à l'intérieur de ses galeries. Ce court instant est mis à profit par les mouches qui se précipitent, effectuant leur ponte sur l'abeille dont l'abdomen fait saillie à l'arrière de la guêpe.

Les œufs pondus éclosent en quelques heures, les larves attaquent et dévorent rapidement l'*Abeille* sur laquelle elles se trouvent. Bientôt l'œuf du *Philanthe* a disparu dévoré ou projeté sur le sol. Malgré cela la mère continue son approvisionnement et il m'est arrivé de trouver par deux fois une *Abeille* intacte, introduite depuis peu, près d'une autre complètement désagrégée par les larves des *Diptères*.

Les parasites des larves sont communs au *Cerceris* et au *Philanthe* ; ils appartiennent au groupe des *Chrysides*. L'œuf pondu près de l'œuf du *Philanthus* donne une larve à développement d'abord lent, qui dévore la larve du *Philanthe* ou du *Cerceris*. ANDRÉ (1886) a signalé le fait et indiqué le parasite : *Hedychrum rutilans* DAHLBOM. J'ai rencontré également une espèce très voisine : *Hedychrum lucidulum* F.

Les larves de ces parasites construisent de petits cocons soyeux dont la couleur et la transparence rappellent ceux de *Philanthus*, ces cocons ovales régulièrement arrondis aux deux extrémités, sont construits dans les alvéoles des Sphégiens, ils portent latéralement deux petites excroissances dont j'ignore la signification ; leur taille varie de 4 à 5 $\frac{m}{m}$ de longueur sur 3 à 4 $\frac{m}{m}$ de diamètre.

J'ai trouvé également dans deux cocons de *Cerceris arenaria*, un deuxième cocon renfermant une larve qui m'a donné un mâle de *Mutille* : *Myrmosa melanocephala* F. Signalé comme parasite des *Oxybelus*, cet insecte est donc également parasite des larves de *Cerceris arenaria*.

CONCLUSIONS

J'ai montré en étudiant les modalités de la capture et l'état des proies, que le comportement du Philanthe entrainé dans le cadre normal des instincts des Prédateurs.

Comme pour *Cerceris rybyensis* (ornata) dont les réflexes d'après MARCHAL (1886) se déclenchent à la vue de l'*Halicte*, ceux de *Philanthus* sont mis en branle par la rencontre de l'*Abeille* ; chez ce dernier, aux réflexes visuels, s'ajoutent sans doute les réflexes de l'odorat : la lutte, la piqure, la malaxation, ne sont que les manifestations successives d'actes instinctifs, résultats des réactions de l'être aux excitations externes.

Souvent la succession des opérations s'arrête à la malaxation, d'autres fois l'action des réflexes génitaux s'ajoutant aux précédents déterminent le transport de la proie dans le nid du *Philanthe*.

Les *Prédateurs* offrent vis-à-vis des proies qu'ils capturent une fixité relativement grande, une sorte de spécificité analogue à la spécificité parasitaire. Nous retrouvons ici l'influence de stimuli semblables, de même que pour le parasite vis-à-vis de son hôte, il existe une attraction de la proie pour le Prédateur.

Philanthus triangulum F. en particulier, capture toujours la même proie, les observateurs ont tous indiqué l'ouvrière d'*Apis mellifica* L., la règle est absolue, je ne connais aucune exception qui ait été signalée.

Pour la plupart des autres *Prédateurs*, même pour des espèces voisines de *Philanthus triangulum*, cette spécificité des proies est

loin d'avoir la même rigueur, les Insectes se cantonnent le plus souvent à un groupe plus ou moins homogène. Ainsi *Philanthus coronatus* F. capture des *Halictes* d'assez forte taille ; *Philanthus venustus* Rossi, des *Halictes* de taille réduite et des *Andrènes*. Les *Cerceris* chassent, les uns, des *Apides* (*Halictes* et *Andrènes*), les autres des *Buprestes* et des *Charançons*. Les *Ammophiles* capturent des *Chenilles*, parfois aussi des larves de *Tenthredes*. Les *Bembex* nourrissent leurs larves de *Diptères*, les *Pompiles* chassent des *Araignées*.

Le choix fait par la mère offre-t-il un intérêt primordial pour l'espèce ? La larve a-t-elle besoin d'une proie déterminée ; celle mise à sa disposition dans le nid ? Il ne semble nullement qu'il en soit ainsi : le *Prédateur* cède en présence d'une proie à une attraction irrésistible, la capture qui s'ensuit est d'une utilité très contestable ; les larves s'adaptent avec une très grande facilité à un changement de régime. Les nombreuses expériences faites par FABRE, nourrissant des larves de *Philanthe*, de *Bembex* avec des *Orthoptères*, les larves d'*Ammophila hirsuta* avec des *Grillons* et des *Araignées*, ont montré qu'une grande modification dans le régime ne troublait nullement la croissance des larves. De même RABAUD a pu sans troubles, substituer à l'*Arpenteuse*, proie habituelle d'*Ammophila heydeni* une chenille de *Noctuelle*. Ce dernier biologiste, a fait remarquer avec raison, l'avantage qu'aurait la mère de capturer des proies variées passant à sa portée, d'où travail plus facile et certitude plus grande d'approvisionnement, au lieu des proies déterminées qu'elle cherche ou rencontre par hasard.

Les *Abeilles* capturées par *Philanthus*, d'abord paralysées, meurent rapidement, cette mort n'est pas due uniquement au venin de la Guêpe, mais aussi à une fragilité relative de l'organisme de l'ouvrière d'*Apis mellifica*. De même que pour le choix des proies, la paralysie de ces dernières n'offrirait sur la mort aucun avantage, non seulement la larve de *Philanthus triangulum*, mais la plupart des larves de *Prédateurs* consomment des cadavres et leur évolution s'effectue normalement.

L'approvisionnement est massif, la larve dispose dès sa naissance de toute la nourriture dont elle aura besoin pour se développer.

J'ai montré également qu'il n'y a qu'une génération annuelle de *Philanthus triangulum* et de *Cerceris arenaria* ; le cycle évolutif que j'ai indiqué marque une période d'arrêt au stade de pro-

nymphé, laquelle, enfermée dans un cocon, reprend son développement après une diapause pouvant atteindre 11 mois.

Un mois environ est nécessaire pour la transformation en nymphe et en imago.

J'ai décrit la structure du nid, montré que les alvéoles sont différents suivant le sexe, contiennent des provisions variables.

Les uns correspondant aux mâles ; les autres, contenant un plus grand nombre de proies, aux femelles ; ici comme chez beaucoup d'*Hyménoptères*, la mère approvisionne les alvéoles d'une quantité déterminée de proies et ce comportement s'effectue comme si elle connaissait d'une façon précise le sexe de l'œuf qu'elle a pondue.

Les pontes débutent par des ♂ et se terminent souvent de même avec intercalation de 1 ou 2 femelles vers le fond du nid.

Les mâles sont beaucoup plus nombreux que les femelles, la proportion des uns par rapport aux autres n'est pas inférieure à 6 mâles pour une femelle.

Le développement est plus rapide pour les mâles et la sortie de l'imago se fait avant celle des femelles.

Les femelles construisent seules les nids, mais les mâles sont capables de creuser des galeries peu profondes.

Comme beaucoup de mâles d'*Hyménoptères*, ceux de *Philaethus triangulum* manifestent dans quelques cas un instinct social assez prononcé.

DEVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE ET METAMORPHOSES

Généralités

L'étude de la métamorphose des *Insectes* holométaboles a déjà fait l'objet de nombreux travaux dont les résultats sont loin d'être concordants, soit que des différences sensibles se manifestent dans les transformations successives subies par les organes homologues pour des groupes différents, soit même que l'interprétation des auteurs n'ait pas donné les mêmes résultats pour des *Insectes* identiques.

Il est vraisemblable que cette dernière cause a joué la plupart du temps un rôle important. Point n'est besoin d'insister sur la valeur du facteur interprétation dans la lecture des coupes. Dans beaucoup de cas, il n'est pas facile de comprendre la disposition des différents tissus au moment de la nymphose. L'absence de certains stades extrêmement fugaces et qui par cela même manquent souvent, apporte une complication nouvelle rendant difficile l'attribution à chaque élément du rôle qui lui revient.

Les *Insectes* étudiés ont été choisis soit à cause de leur élevage facile et rapide : *Muscides*, *Galleria melonella*, soit parce qu'il est loisible de les trouver en grand nombre dans la nature.

Pour les *Hyménoptères* en particulier, les travaux ont porté sur les *Hyménoptères* sociaux : *Fourmis*, *Guêpes*, *Abeilles*.

Les *Insectes* auxquels je me suis adressé ne se trouvent pas en aussi grande abondance que les précédents, ils ne possèdent pour la plupart qu'une génération annuelle dont les transformations nymphales se produisent en un temps déterminé relativement court. Malgré ces difficultés j'ai pu suivre le cycle évolutif complet de l'œuf à l'imago.

Matériel

J'ai recueilli dans la nature le plus grand nombre possible de larves ; par élevage au laboratoire j'ai pu étudier leurs différenciations morphologiques et histologiques. Au moment de la nymphose

j'ai fixé les pronymphes et les nymphes dont j'avais suivi le développement. Autant qu'il m'a été possible j'ai complété les résultats par l'étude des stades pris dans la nature.

Ayant constaté des différences assez sensibles dans la marche des transformations pour des pronymphes placées côte à côte, il ne m'est pas possible de donner d'après l'âge ou la durée du développement la morphologie exacte correspondante.

Je me suis contenté de jalonner la série des modifications subies par chaque organe étudié isolément. Ces jalons correspondent pour l'ensemble à des moyennes.

La nature offre d'ailleurs les mêmes irrégularités : il m'est arrivé de trouver dans certains nids, des pronymphes, des nymphes et des imagos prêts à sortir.

Au laboratoire, par suite des conditions sans aucun doute défavorables apportant dans le métabolisme des larves, des perturbations certaines, viennent s'ajouter les irrégularités naturelles pour en compliquer le cycle.

J'ai étudié spécialement la structure histologique des larves de *Philanthus triangulum* F. et de *Cerceris arenaria* L., ainsi que des nymphes et des imagos des mêmes espèces.

Pour certains points particuliers j'ai pu comparer leur structure avec celles de quelques larves voisines : *Bembex rostrata* L., *Ammophila sabulosa* L., *Cerceris rybyensis* L., *Crabro alpinus*, IMHOFF.

Technique

Je n'insisterai pas sur les difficultés connues par tous les histologistes pour la fixation des larves et surtout des nymphes d'Insectes : la réussite n'est jamais certaine quel que soit le procédé employé.

L'immersion directe dans le fixateur, malgré la faible épaisseur de chitine protégeant le corps, donne de déplorables résultats.

Si l'on incise les téguments, la contraction des muscles provoque la sortie du sang par l'orifice, en même temps que celle d'une partie des organes qui se trouvent ainsi déplacés et déformés.

Les meilleurs résultats m'ont été fournis par une coagulation préalable dans l'eau chaude (70° à 75°) méthode déjà utilisée par

mes prédécesseurs, suivie d'une fixation après incision des téguments.

J'ai utilisé au début de mes recherches un grand nombre de fixateurs ; peu m'ont donné entière satisfaction, si dans quelques cas en vue de la recherche de certaines inclusions grasses, j'ai employé les fixateurs à base d'acide osmique : FLEMMING, BORREL, BENOIT, j'ai pu constater que les liquides de BOUIN-HOLLANDE et surtout BOUIN-DUBOSCQ étaient ceux qui convenaient le mieux.

Le liquide suivant :

Alcool à 85°	2 parties
Formol à 40°	1 partie
Acide picrique à saturation,	

dans lequel on ajoute au moment de l'emploi 3 % d'acide acétique donne également de bons résultats.

Après déshydratation complète par l'alcool absolu, imprégnation par le xylol ou le toluène, je passe à froid dans au moins 2 bains successifs d'huile de paraffine neutre : les pièces peuvent être conservées longtemps dans ce bain si le carbure est bien éliminé, j'immerge dans la paraffine à 45°, puis à 52° à l'étuve. L'inclusion définitive est ensuite faite dans la paraffine à 52°, de préférence mélangée à la cire d'abeilles.

Si la déshydratation est bien faite, on peut laisser des semaines entières les pièces dans la paraffine en fusion.

Les coups, le plus souvent de 10 μ d'épaisseur, étant collées sur lame, soit avec l'eau gélatinée, soit avec l'albumine de Mayer.

J'ai utilisé les colorations suivantes : glychémalum de MAYER, différenciation par l'alcool chlorhydrique, puis coloration par l'éosine-aurantia à 1 %. Cette méthode très démonstrative est celle que j'ai le plus employée, concurremment avec l'hématoxyline ferrique, éosine-aurantia ; cette dernière offre l'inconvénient de colorer trop fortement les inclusions contenues dans les cellules du tissu adipeux des larves et surtout des nymphes et donne à l'ensemble un aspect foncé désagréable et difficile à interpréter.

J'ai coloré également à l'hématoxyline ferrique, éosine vert lumière (Méthode de PRENANT modifiée par CHATTON), au colorant de HOLLANDE (hémalun, orange G, acide phosphomolybdique, vert-lumière) quelquefois plus démonstratif.

Les frottis ne m'ont pas donné de meilleurs résultats que les

coupes ; ils ont été fixés au BOUIN ou au sublimé acétique et colorés à l'hémalum ou à l'hématoxyline ferrique-éosine.

Anatomie sommaire des larves

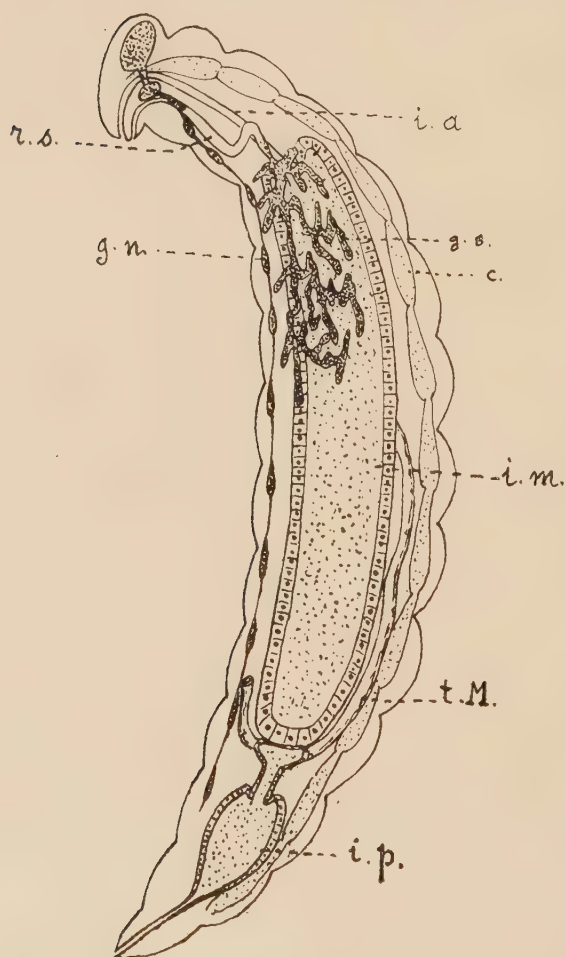


FIG. XIV. — Schéma d'organisation de la larve des Prédateurs : *c*, cœur ; *ia*, intestin antérieur ; *im*, intestin moyen ; *ip*, intestin postérieur ; *gs*, glandes séricigènes ; *rs*, réservoirs des glandes séricigènes ; *gn*, chaîne nerveuse ; *tM*, tubes de Malpighi.

Toutes les larves d'Hyménoptères fouisseurs que j'ai étudiées : *Philanthus triangulum* F., *Cerceris arenaria* L., *Cerceris rybyensis* L., *Bembex rostrata* L., *Ammophila sabulosa* L., *Crabro alpinus* IMHOFF, ont schématiquement la même organisation interne (fig. XIV) analogue à celle des Fourmis et des Guêpes décrites par PÉREZ (1902) et ANGLES (1900).

Je n'insisterai donc pas sur une description déjà faite, étant donné que chaque organe aura son étude détaillée dans les chapitres qui suivent.

J'ai laissé de côté, intentionnellement, l'étude et la trans-

formation du cœur, du système nerveux, de l'appareil génital et des trachées.

Eléments sanguins

Grâce aux travaux de GRABER (1891), de CUÉNOT (1891-1892-1897), de M. KOLLMAN (1908), de Ch. HOLLANDE (1909-1911), d'HUFNAGEL (1918), de PAILLOT (1919), de POISSON (1924), on a pu reconnaître dans le plasma sanguin des Insectes un certain nombre d'éléments assez variables suivant les groupes examinés ; on en retrouve quelques-uns chez les *Hyménoptères* que j'ai étudiés.

Ces éléments (les travaux antérieurs l'ont abondamment prouvé), jouent un rôle très important dans les phénomènes des métamorphoses ; nous les étudierons chez les larves, les nymphes et les imagos.

Le sang distribué dans tout le corps baigne les organes, il forme à la fixation un coagulum plus ou moins éosinophile suivant les stades d'évolution, coagulum dans lequel se trouvent des éléments dispersés irrégulièrement.

On y reconnaît : Les *proleucocytes* (fig. xv. 1).

On les trouve dans toutes les larves, surtout dans les larves jeunes ; ce sont des cellules arrondies de 8 μ , leur cytoplasme peu abondant entoure un noyau légèrement excentrique, à chromatine granuleuse ; ils passent insensiblement aux éléments suivants.

Les leucocytes de différents âges. — Déjà chez les jeunes larves on peut trouver des éléments plus ou moins arrondis, à noyau sphérique entouré d'une mince couche cytoplasmique dans laquelle on trouve souvent de petites vacuoles : ce sont les *leucocytes jeunes* (fig. xv. 2).

Chez les larves plus âgées, ces mêmes cellules se retrouvent en même temps que d'autres de plus grande dimension, possédant un noyau à chromatine moins condensée, à granulations plus fines, leur cytoplasme est vacuolaire et dans les larves prêtes à filer, on les trouve facilement en tous les points du corps ; ils représentent les *leucocytes âgés* ou *phagocytes*.

Je n'ai pu reconnaître parmi les organes larvaires des points différenciés en vue de la formation de ces leucocytes ; les organes lymphogènes paraissent faire défaut, mais à tous les âges de la larve,

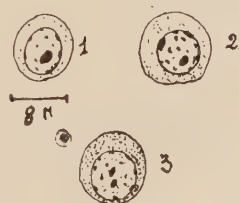


FIG. xv. — Eléments sanguins.

on peut trouver, en des points les plus divers, ces éléments en division mitotique ; cette activité est surtout très marquée au moment des mues ou à l'approche de celles-ci.

A la fin de la vie larvaire l'activité phagocytaire se révèle parfois chez les leucocytes. Chez certaines larves de *Philanthus* ou de *Cerceris*, j'ai trouvé une phagocytose parfois totale de certaines cellules adipeuses dont la dislocation, ainsi que permettait de le constater l'aspect de leur noyau et de leurs inclusions, était uniquement due à l'action des phagocytes.

Après l'hivernage, ces leucocytes donnent naissance par mitose à des cellules de plus grande dimension à nombreuses vacuoles cytoplasmiques de dimensions variables dans une même cellule, le noyau souvent excentrique contient des granulations chromatiques espacées surtout périphériques ; il a souvent un petit nucléole ; le suc nucléaire est faiblement chromatique ; ce sont les éléments actifs de la phagocytose ; placés près des organes en dégénérescence ou à proximité des tissus en néoformation, ils englobent les fragments du cytoplasme et des noyaux, ces derniers en particulier passent à l'état de granulations fortement basophiles que l'on retrouve très facilement à l'intérieur des vacuoles de ces phagocytes qui prennent à ce moment la structure des sphères de granules (fig. 51, pl. 3).

Chez les nymphes pigmentées et les imagos, ces éléments se réduisent progressivement, leurs inclusions sont digérées et les matières absorbées passent dans le sang pour servir à la nutrition des organes. Dans le corps des imagos âgés, on ne retrouve plus que de petits éléments, qui ne paraissent jouer aucun rôle phagocytaire.

On trouve également, chez *Philanthus* et *Cerceris*, d'autres leucocytes différents des précédents : les *leucocytes à granules* ; ils sont assez rares et n'apparaissent que chez les nymphes âgés ; leur cytoplasme est bourré de granulations éosinophiles de même taille.

Ils ont été signalés par Ch. PÉREZ et JANET chez les *Fourmis*.

En plus des éléments que je viens d'indiquer, on trouve également des cellules décrites dans le sang de la plupart des Insectes, qui jouent un rôle complètement différent de celui des éléments précédents : ce sont les *œnocytoïdes* et les *cellules séléniformes*.

Les premiers sont sphériques (fig. xv. 3) leur noyau contient un réseau chromatique dense, avec un nucléole, le cytoplasme peu abondant est un peu basophile ; relativement rares chez les larves

jeunes on les trouve surtout chez les larves âgées de *Philanthus*, ils sont beaucoup plus rares chez *Cerceris*. Par leur évolution ultérieure, ils vont contribuer à former une partie des *œnocytes imaginaires*.

Les *cellules séléniformes* se rencontrent à tous les stades de la vie larvaire, chez les nymphes ; on n'en trouve plus chez l'imago. Ce sont (fig. 33. pl. 2) des éléments allongés de 12 μ , fusiformes, souvent recourbés en croissant, d'où leur nom ; leur noyau, un peu allongé dans le sens longitudinal, contient des granulations assez denses, leur cytoplasme éosinophile les fait reconnaître facilement entre les organes où on peut les rencontrer ; ils se multiplient par mitose. Leur rôle a été pendant longtemps énigmatique.

Je partage quant à leurs fonctions, l'opinion de POISSON (1924). Ces éléments sont des *myoblastes* qui viennent se fusionner avec les muscles à certaines périodes de l'existence.

Nous suivrons leur évolution à propos des muscles.

CONCLUSIONS

Le sang des *Hyménoptères Fouisseurs* (*Philanthus* et *Cerceris*) en particulier des larves et des nymphes, contient des éléments figurés dont les uns peuvent être considérés comme essentiellement sanguins ; ce sont les *leucocytes*, jouant souvent le rôle de *phagocytes* ; les autres, *œnocytoïdes* et *myoblastes*, sont libres dans le sang à certaines périodes, finalement ils se fixent pour continuer leur évolution.

Il n'est pas douteux, je l'indiquerai pour chaque organe, que les éléments migrants appelés *leucocytes* ou *phagocytes* jouent un rôle au moment de la nymphose.

TERRE (1900) et ANGLAS (1900) ont nié la présence de *sphères de granules* chez l'Abeille et la Guêpe et par conséquent la phagocytose.

Chez les *Coléoptères* (POYARKOFF, 1910) les *Lépidoptères* (HUFNAGEL, 1918), les *Diptères* (Ch. PÉREZ, 1910), (MERCIER, 1906), les *Hyménoptères sociaux* (Ch. PÉREZ, 1900 et 1912) les observateurs ont montré que les phagocytes étaient souvent les éléments actifs de dissociation des tissus, englobaient pour les digérer un certain nombre de substances figurées provenant de la désagrégation des tissus. Il y avait toujours formation de phagocytes bourrés d'inclusions désignés sous le nom de *sphères de granules*.

Chez les *Sphégiens* étudiés, l'activité phagocytaire est moins prononcée, il est rare que les organes soient détruits par les leucocytes : ceux-ci se bornent le plus souvent à nettoyer les tissus dans lesquels se produisent des dégénérescences ; les *sphères de granules* n'en existent pas moins, ainsi que nous le montrerons par la suite.

EPITHELIUM EXTERNE

Historique.

L'hypoderme ou épithélium externe des larves d'Insectes est formé par une seule assise cellulaire qui secrète la chitine recouvrant le corps. Cet épithélium simple, sur la plus grande partie du corps, porte de distance en distance, des épaisissements formés par des groupements de cellules plus petites que celles de l'épithélium normal : WEISSMANN (1862-64-66) les découvrit chez les *Muscides* et les désigna sous le nom de *disques imaginiaux*.

La plupart des auteurs qui ont étudié l'hypoderme des Insectes ont surtout décrit ses transformations au moment de la nymphose ayant supposé qu'il ne se produisait aucune modification au cours de la vie larvaire.

ANGLAS (1900) dans ses recherches sur les métamorphoses de la *Guêpe* et de l'*Abeille*, indique au moment des mues, des débris chromatolytiques provenant des cellules hypodermiques ; il constate à la nymphose une élimination cellulaire partielle portant sur un certain nombre d'éléments. Sur l'abdomen, dans chaque anneau, se forment des replis donnant un épaisissement qui s'étend progressivement d'arrière en avant ; l'hypoderme larvaire présente des signes de dégénérescence, le tissu de remplacement s'avance en incorporant « ce qui reste du tissu larvaire, le protoplasme des anciennes cellules est donc absorbé, digéré et assimilé ».

En plus des cellules normales, ANGLAS (1900) a remarqué dans l'hypoderme nymphal du *Frelon* et de l'*Abeille*, de grosses cellules glandulaires, placées sous les autres cellules hypodermiques, il lui « semble possible que ces cellules glandulaires servent par leur « sécrétion à faciliter la mue. »

Observations personnelles

L'hypoderme des larves de *Philanthus* et de *Cerceris* offre les mêmes particularités que celui des *Insectes* déjà étudiés : c'est un épithélium simple formé de cellules cubiques ou aplaties à cytoplasme homogène, avec un noyau ovoïde dans lequel la chromatine forme des masses légèrement variqueuses placées sur un réseau lâche (fig. 36, pl. 3).

Une cuticule chitineuse mince de 4 μ , le double à l'extérieur, cette cuticule porte des épines de 20 μ de longueur, légèrement plus longues dans les parties latérales du corps sur les renflements segmentaires.

En certains points cet épithélium aplati passe à des formations à cellules serrées plus chromatiques avec noyaux plus petits, allongés dans le sens radial : les *disques imaginaux*. On en trouve sur la tête : ceux des mandibules, des antennes, des yeux ; sur le thorax, au nombre de trois paires ventrales : les disques des membres, deux paires latérales : les disques des ailes ; près de l'anus, dans la région ventrale de l'abdomen, les disques des appendices génitaux.

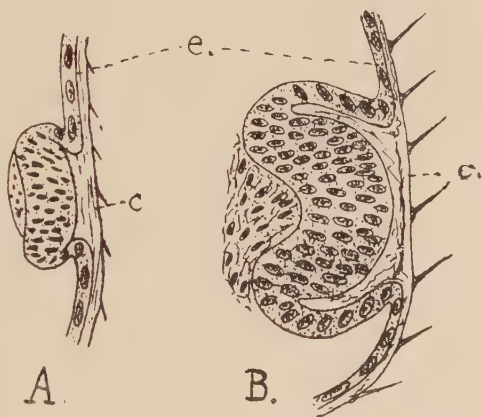


FIG. XVI. — Disques imaginaux des membres : A, chez une larve jeune ; B, chez une larve âgée ; e, épithélium externe ; c, chitine.

Ces disques (fig. xvi) se présentent sous forme de bourgeons à saillie externe constitués par un épithélium formé de cellules très hautes ; l'ensemble est enfoncé dans une cavité dont le pourtour passe progressivement à l'épithélium normal. Dans sa portion centrale la cavité est en rapport avec la chitine recouvrant le corps.

Pendant toute la vie larvaire et surtout à l'approche des mues, l'hypoderme fait preuve d'une certaine activité ; les disques imagi-

naux en particulier sont le siège de divisions nombreuses, leur taille augmente progressivement par production de nouvelles cellules s'ajoutant aux précédentes. Chez les *Mellifères solitaires* (SEMICHON 1906) un accroissement semblable se produit : pendant la vie larvaire les disques imaginaux grossissent relativement plus que l'ensemble du corps.

Chez une larve se préparant à sa première mue, dans les segments moyens du corps l'épithélium situé en dehors des disques montre de nombreuses mitoses.

Les fuseaux de division sont pour le plus grand nombre d'entre eux, dirigés dans le sens tangentiel. Les deux cellules formées s'intercalant entre les cellules au repos de l'épithélium, mais on trouve également en nombre plus restreint des fuseaux dont l'axe est perpendiculaire à la couche épithéliale.

Je présume que dans ce dernier cas les cellules les plus internes sont susceptibles de donner naissance, par rupture de leur point d'attache, aux éléments migrants désignés sous le nom d'*œnocytoïdes*.

Dans l'hypoderme de certaines larves, en des points correspondant aux emplacements indiqués par les auteurs, comme étant celui des disques imaginaux de l'épithélium nymphal, j'ai trouvé des groupements analogues à ceux formés par les cellules de remplacement de l'intestin moyen. Dans beaucoup de larves, il ne m'a pas été possible de retrouver ces éléments.

Ils représentent sans aucun doute des groupes de cellules jeunes provenant de la division d'une ou plusieurs initiales, qui ne seraient pas encore étalées pour contribuer à la croissance de l'épithélium.

Chez les larves filant, l'épithélium s'aplatit (figure 37, pl. 3), les noyaux se condensent ; sauf quelques divisions dans les disques imaginaux des appendices, on n'en trouve plus dans le reste de l'épithélium.

Pendant l'hivernage, aucune modification sensible ne se produit.

Au moment de l'allongement de la pronymphe, les cellules des disques imaginaux se divisent activement, de telle façon que les

nouveaux tissus ainsi formés se dévagent à l'extérieur. La cuticule larvaire se détache, les nouvelles cellules secrètent un liquide qui s'insinue entre cette cuticule et l'épithélium. Cette sécrétion forme un coagulum bien visible sur les préparations.

Les appendices s'allongent de plus en plus, se glissent entre la chitine et le corps ; la région antérieure, tête et thorax, se gonfle, finalement la chitine larvaire se rompt, une forme nouvelle apparaît : la nymphe.

Dans les régions céphalique et thoracique, les disques imaginaux des antennes et des membres en particulier donnent naissance à un syncytium à nombreux noyaux formant des appendices d'abord fortement plissés, dont les plis s'étalent rapidement au moment où la nymphe devient libre.

Autour des disques, l'épithélium prend un aspect nouveau : les noyaux grossissent, les cellules s'allongent dans une direction perpendiculaire à la surface du corps, en même temps que le cytoplasme devient basophile ; ces cellules transformées sont à leur tour capables de se diviser. En dehors de ces zones et en particulier vers les points (au nombre de 4 par segments ; 2 ventraux et 2 dorsaux) où chez les larves actives j'ai trouvé des groupes de cellules, vers le milieu des segments et dans chacun de ceux-ci, les cellules prennent un aspect particulier : elles se gonflent (fig. xvii), font saillie à la surface de l'épithélium et cela d'autant plus facilement que la chitine larvaire se détache sur presque toute sa surface, le noyau grossit et se divise.

Autour de ce point initial, les cellules progressivement se modifient et prennent de proche en proche une morphologie semblable. Quelques-uns des noyaux de ces cellules se divisent, d'autres régressent (fig. 38, pl. 3) se chromatolysent et le tout se résout en

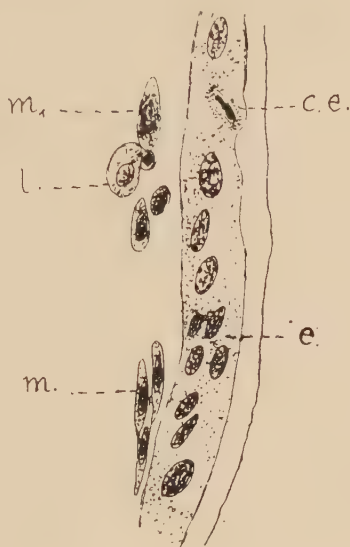


FIG. XVII. — Epithélium de pronym-
phe au printemps; *ce*, cellule en
division; *e*, épithélium externe;
m, myoblaste en division; *l*, leuco-
cyte; *m*, myoblaste.

granules qui, rejetés à travers la basale, sont englobés par les phagocytes qui se sont portés vers les points de prolifération.

Je n'ai pas rencontré d'épithélium provenant du disque, s'étendant autour de lui tout en recouvrant l'épithélium larvaire et le rejetant dans la cavité du corps ; il n'y a pas recouvrement de l'ancien épithélium par le nouveau, mais transformation de l'ancien par multiplication de certaines cellules le constituant.

Le phénomène peut s'assimiler à une onde partant des disques et se propageant d'une manière centrifuge autour de ces points jusqu'à la rencontre de l'onde venant du centre voisin.

Le nouvel épithélium forme un syncytium relativement épais (fig. 46, p. 3, fig. 35, pl. 2), en particulier dans la région thoracique ; on y trouve pendant un certain temps des divisions, ainsi que des chromatolyses, mais bientôt chez les nymphes les cellules pour la majeure partie d'entre elles, s'organisent en une seule couche, s'allongent fortement en massue dont la partie élargie serait à l'extérieur ; séparées par de grandes lacunes intercellulaires, elles s'étalent sur la basale qui semble se raccourcir et sur une coupe longitudinale prend la forme d'une corde d'arc, celui-ci étant représenté par la surface bombée du tégument.

En certains points de l'épithélium, d'autres cellules acquièrent une structure particulière (fig. 39, pl. 3) ; placées à mi-hauteur entre la basale et la surface externe, elles ont une forme sphérique ; leur noyau et leur cytoplasme légèrement chromophile leur donnent l'apparence d'*œnocytes* qui auraient pénétré dans l'épithélium ; il n'en est rien ; ce sont des cellules mères des poils de l'imago : les *cellules trichogènes* pouvant atteindre de grandes dimensions, 30 μ en particulier pour celles qui sécrètent les dents des peignes des tarsi antérieurs.

On ne trouve pas d'éléments pouvant être homologués aux *glandes des mues* et les éléments prétendus tels par ANGLAS sont certainement des *cellules trichogènes*.

Par suite de la formation de nombreuses cellules, la surface épithéliale augmente considérablement ; il se produit dans la région thoracique des plissements importants qui vont donner naissance aux apodèmes et aux nervures de raidissage ; dans la région abdominale entre deux segments successifs des plis se forment également, plis qui vont constituer la charnière permettant la mobilité des anneaux.

L'épithélium à hautes cellules qu'est l'*épithélium nymphal*, secrète une enveloppe de chitine peu épaisse, ayant de grandes analogies avec la cuticule larvaire ; elle possède comme elle des poils nombreux, mais plus courts.

Pendant la vie nymphale, l'hypoderme sera le siège de transformations continues : les cellules se raccourcissent progressivement, sous la cuticule nymphale une nouvelle cuticule va se constituer et sa formation va de pair avec la diminution de hauteur des cellules. Ça et là, en contact avec les cellules trichogènes, les poils perforent cette cuticule qui s'épaissit de plus en plus et dans laquelle se déposent bientôt les pigments. D'abord souple cette enveloppe se durcit, de même que les poils qu'elle porte, quand rompant la dépouille nymphale qui se fripe, l'imago se dégage.

Conclusions

Les cellules de l'épithélium externe sont pendant la vie larvaire, au moins pour certaines d'entre elles, capables de se diviser ; ces divisions très intenses à l'approche des mues, contribuent à l'accroissement de la surface de l'épithélium. De même le nombre des noyaux composant les disques imaginaires augmente pendant les mues et dans les intervalles de celles-ci.

L'épithélium externe larvaire ne disparaît pas à la nymphose : les formations qualifiées de *disques imaginaires* donnent par la multiplication intense de leurs cellules des appendices constituant de fortes saillies externes ; dans ces tissus en néoformation, quelques cellules dégénèrent, leurs débris rejetés vers la basale sont ingérés par les phagocytes.

Autour de ces disques, et, en d'autres points situés sur le milieu de segments, l'épithélium larvaire se modifie : il subit une *dédifférenciation* ; les cellules deviennent actives, elles se divisent ; ces zones de prolifération gagnant de proche en proche, se mettent en rapport avec leurs voisines.

Dans ce nouvel épithélium, qui, en certains points, forme un syncytium relativement épais, de même que dans les appendices, quelques cellules dégénèrent, leur noyau se condense en plusieurs granules fortement chromophiles qui disparaissent absorbés par les leucocytes.

Par la suite, les cellules s'allongent, mais cette phase est de

courte durée ; sous la cuticule nymphale va se former la cuticule imaginale ; les cellules épithéliales diminuent progressivement de hauteur en sécrétant la chitine ; au moment de la sortie de l'imago, les cellules sont analogues à celles des larves, mais avec un aplatissement plus marqué.

INTESTIN ANTERIEUR

Historique

KARAWAIEW (1898) décrit quelques stades de transformations de l'intestin antérieur de *Lasius flavus* au moment de la nymphose. N'ayant pas observé le début du phénomène, il ne put expliquer de façon satisfaisante les modifications qu'il y trouva.

ANGLAS (1900), chez la *Guêpe* et l'*Abeille*, indiqua, au point de jonction de l'œsophage avec l'intestin moyen, une zone qui au moment de la nymphose, prolifère activement. S'étendant en avant à la place de l'épithélium larvaire, elle l'envahit et l'englobe. Les éléments larvaires peuvent eux-mêmes se diviser, quelques-uns d'entre eux dégénèrent « il est impossible de tracer une limite entre la zone « renouvelée et celle qui ne l'est pas encore : la transition se fait insensiblement ».

Ch. PÉREZ (1902) étudiant la *Fourmi rousse*, montra à la limite de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen, un anneau imaginal qui donne par prolifération la région postérieure de l'intestin antérieur imaginal (jabot et estomac broyeur). La région antérieure est constituée par l'épithélium larvaire persistant qui subit quelques modifications.

Observations personnelles

L'intestin antérieur (*i. a.* fig. xiv) ou œsophage, prend naissance au fond de la cavité buccale dont l'orifice peut être en partie obturé par les mandibules, la lèvre supérieure et les maxilles ; c'est un canal cylindrique sur la plus grande partie de sa longueur, mais qui, dans sa région moyenne, est susceptible de prendre une forme plus ou moins hexagonale sous l'action de muscles circulaires ; cette région peut être assimilée à un pharynx rudimentaire placé au point de courbure de l'intestin après son passage à travers l'anneau nerveux.

La disposition de la bouche placée à la face ventrale nécessite en effet cette courbure de l'intestin antérieur pour rejoindre l'intestin moyen placé dans l'axe du corps. Il existe également dans la région pharyngienne des muscles fixés aux parois céphaliques et aux parois du pharynx : ce sont les muscles dilatateurs du pharynx.

L'œsophage (fig. xiv) qui fait suite au pharynx est un tube cylindrique qui se continue jusqu'à l'intestin moyen ; à ce niveau existe un repli pendant à l'intérieur de la cavité intestinale et constituant une *valvule*.

L'épithélium œsophagien est simple ; chez les larves âgées, les cellules ont 20 μ d'épaisseur, elles se séparent difficilement les unes des autres, les membranes de séparation sont peu visibles, le cytoplasme homogène entoure un noyau de 12 μ à chromatine éparse sur un réseau très lâche ; il existe au moins un et parfois plusieurs nucléoles.

La valvule (fig. xviii) est constituée par le tube œsophagien dont l'épithélium réfléchi sur lui-même (les deux parties séparées par la basale) forme un bourrelet allongé, circulaire, pénétrant dans la cavité de l'intestin moyen. Les cellules de la valvule ont des noyaux de dimensions plus réduites que celles des noyaux de l'œsophage ; ils passent insensiblement à ceux de l'œsophage, au point de raccordement de celui-ci à la valvule.

Vers la zone de raccordement des deux intestins (fig. xviii et fig. xix) antérieur et moyen, s'aperçoit un petit bourrelet formé de cellules alignées perpendiculairement à la surface de la basale séparées par un petit sillon de l'épithélium de l'intestin moyen (c'est un *anneau imaginal* ; c'est vers ce point que viennent s'appliquer les différentes *membranes péritrophiques*, où se termine la cuticule chitineuse que l'on trouve sur les cellules de l'intestin antérieur, cuticule qui elle-même se continue avec celle de la région buccale.

Quand la larve rejette le *sac noir*, le rétrécissement, tant en longueur qu'en diamètre de l'intestin moyen, a pour effet de déployer l'épithélium valvulaire produisant un allongement de l'intestin antérieur dont l'épithélium se termine par le bourrelet indiqué précédemment (anneau imaginal) (fig. xix).

A ce moment, les cellules de l'intestin moyen les plus rapprochées de l'anneau dégénèrent et obturent momentanément le tube digestif ; il se produit en même temps, comme dans tous les tissus,

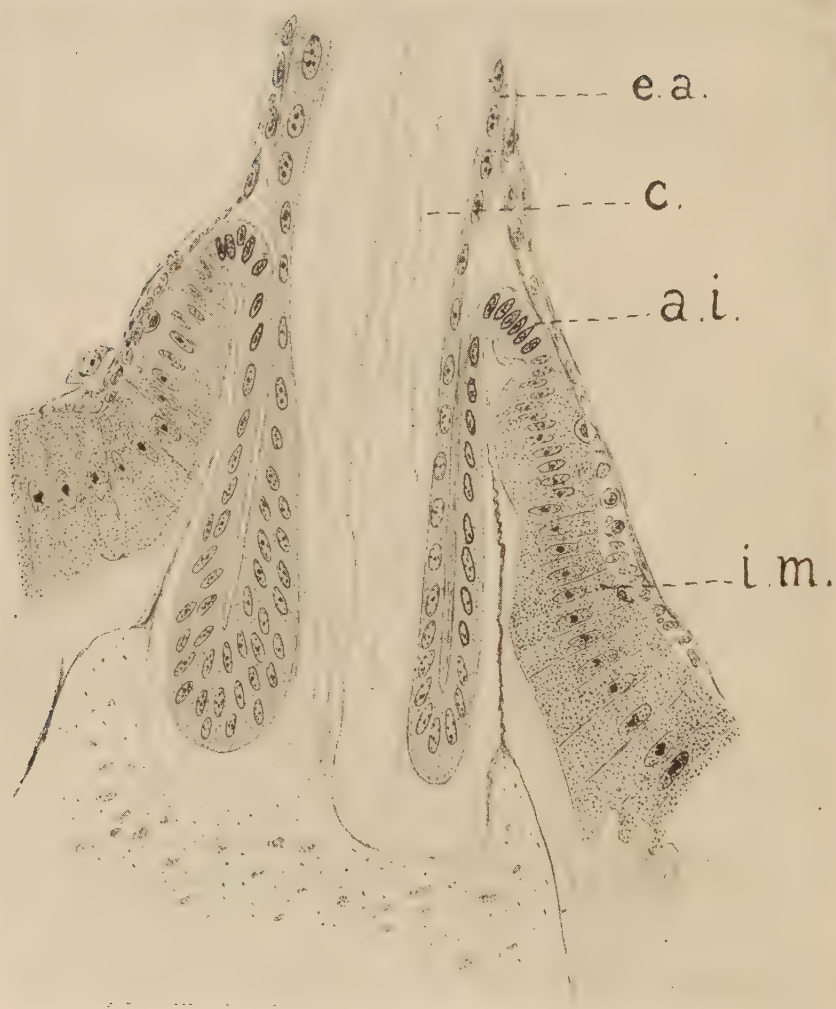


FIG. XVIII. — Coupe de la valvule antérieure de l'intestin chez une larve âgée.
ea, épithélium de l'intestin antérieur ; *c*, chaine bordant l'épithélium ;
ai, anneau imaginal ; *im*, épithélium de l'intestin moyen.

une condensation chromatique portant sur les noyaux de l'épithélium de l'intestin antérieur : diminution de volume et colorabilité plus intense.

Pendant toute la durée de l'hivernage, rien n'est changé à la disposition précédente.

Au moment où les pronymphes commencent à s'allonger, l'anneau imaginal prolifère et son activité s'accroît de plus en plus ; elle s'étend jusque dans la région œsophagienne, où les cellules quel que soit leur emplacement, sont susceptibles de se multiplier, les nouvelles cellules s'ajoutant aux précédentes, allongent de plus en plus le tube œsophagien de telle sorte que chez les nymphes le nouvel œsophage a acquis des dimensions plus que doubles de celles de l'ancien (larvaire).

Nous constatons ici un phénomène analogue à celui que nous avons étudié dans l'épithélium externe : après un repos, les cellules qui portent des traces de modifications quelquefois profondes (condensation de la chromatine dans le noyau) sont susceptibles de se diviser pour donner un épithélium nouveau. Toutes les cellules ne manifestent pas leur activité de la même façon : les unes ont des mitoses normales avec chromosomes nets, d'autres donnent après disparition de la membrane nucléaire des corpuscules chromatiques de formes variables : nous assistons à des mitoses avortées.

Si nous examinons en détail l'épithélium œsophagien d'une nymphe non encore dégagée de sa cuticule larvaire, nous trouvons dans un massif syncytial plus ou moins allongé, de nombreux noyaux fortement chromatiques baignant dans un cytoplasme basophile. A certains points, une saillie s'indique dans la lumière intestinale, en rapport avec cette saillie, on trouve de la chromatine en filaments ou en tronçons, indice d'une division qui s'effectue toujours dans cette région interne, les noyaux émigrant vers cette zone au moment de leur division.

En des points quelconques mais surtout à la base de l'épithé-



FIG. XIX. — Valvule antérieure de l'intestin chez une pronympe hivernant ; *ia*, épithélium de l'intestin antérieur ; *c*, chitine ; *ai*, anneau imaginal ; *mu*, musculature ; *im*, intestin moyen.

lium, au centre de petites plages plus claires, sortes de vacuoles cytoplasmiques, se rencontrent des granules irréguliers à chromatocité variable, mais souvent intense ; il semble exister tous les passages entre les mitoses typiques et ces formations. Ces boules de dégénérescence (nous pouvons les désigner ainsi) sont repoussées près de la basale et finalement englobées par les phagocytes passant à travers la musculature relativement lâche qui entoure cette région.

Parfois des cellules entières sont rejetées dans la lumière intestinale où elles dégènèrent.

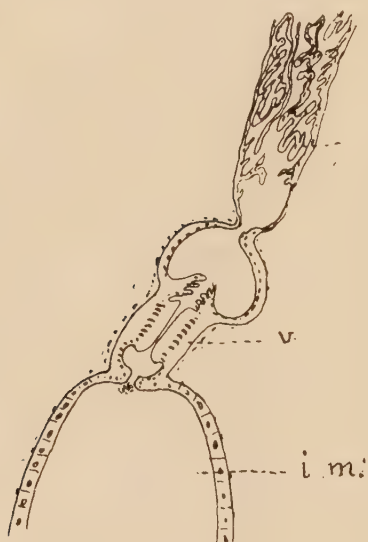


FIG. XX. — Région valvulaire de l'intestin antérieur chez une nymphe ; j, jabot ; v, valvule nouvelle ; im, intestin moyen.

POYARKOFF (1910) a observé chez *Galeruca* des rejets de boules chromatiques plus ou moins grosses du côté de la basale. Ch. PÉREZ (1910) a indiqué chez *Calliphora* un processus analogue.

Ces auteurs, ainsi qu'HUFNAGEL (1918) les ont considérés comme des résultats de chromatolyses partielles : des épurations chromatiques s'effectuent dans la chromatine des vieilles cellules larvaires qui par ce procédé se rajeunissent et peuvent ainsi commencer une nouvelle évolution.

Chez les nymphes non pigmentées, l'intestin antérieur traverse la tête et le thorax et vient se raccorder à l'intestin moyen refoulé dans l'abdomen.

La lumière du canal d'abord de calibre sensiblement uniforme, s'élargit bientôt en deux points, l'un placé très près du raccord de l'œsophage à l'intestin moyen, l'autre à peu de distance du précédent, antérieurement à celui-ci.

Divisions et chromatolyses se continuent et dans la nymphe âgée où la pigmentation apparaît, la cavité antérieure s'est considérablement agrandie, ses parois fortement plissées sont constituées par un épithélium très aplati, provenant du syncytium à noyaux stratifiés qui s'est laminé ; le jabot imaginal est ainsi formé. Les parois de la cavité postérieure s'épaississent et sans qu'il me soit pos-

sible de donner de détails, la valvule imaginale va se constituer (fig. xx).

INTESTIN POSTERIEUR

Historique

KARAWIEW (1898) indique chez les *Fourmis* les modifications suivantes de l'intestin postérieur : les deux zones extrêmes se transformeraient peu à peu en épithélium imaginal ; seule serait exceptée la région moyenne qui comprend deux séries de cellules, les unes petites proliférant, les autres, plus grandes, qui sont rejetées par les précédentes.

ANGLAS (1900) décrit chez la *Guêpe* une zone d'activité cellulaire près du débouché des tubes de Malpighi. La prolifération se transmet de proche en proche et gagne l'anus, le rectum s'allonge et il se forme des glandes rectales par des plissements épithéliaux.

Ch. PÉREZ (1902) étudiant la *Fourmi rousse*, montre chez les larves un anneau imaginal qui va donner une partie de la région antérieure de l'intestin terminal, ainsi que les tubes de Malpighi imaginaires, et dans la région rectale des bandes longitudinales de petites cellules qui en proliférant, s'insinuent sous les grandes et les rejettent vers la cavité intestinale.

Observations personnelles

L'intestin postérieur des larves de *Philanthus* et de *Cerceris* (i. p. fig. xiv) se laisse subdiviser en trois régions ; la première : intestin grêle des auteurs, obturée dans sa partie antérieure qui s'accole à l'intestin moyen, sert de débouché aux tubes de Malpighi ; c'est un tube cylindrique qui se termine en valvule dans une cavité sphérique (fig. xiv) toujours gonflée par un liquide jaune clair transparent ; cette deuxième région a été désignée sous le nom de gros intestin. A la suite, vient un canal cylindrique : le rectum entouré de muscles puissants, formant sphincter ; le rectum débouche à l'extérieur par l'anus porté par le pygidium.

Ces différentes parties sont constituées par un épithélium doublé d'une intima chitineuse ; (fig. 13, pl. 1) sous la basale se trouve une musculature formée de fibres circulaires et longitudinales.

Pendant toute la durée de la vie larvaire, les cellules ne paraissent pas subir de dégénérescence ; elles grossissent et leur nombre s'accroît par suite de divisions qui s'effectuent en certains points.

Chez les larves d'âges divers : très jeunes, à développement moyen, ou prêtes à se transformer en pronymphes, j'ai rencontré des mitoses dans l'intestin grêle entre les tubes de Malpighi larvaires et la valvule (fig 16, pl. 2), les nouvelles cellules formées contribuant à l'accroissement de l'intestin pendant la vie larvaire.

L'intestin grêle est un tube dont les parois toujours un peu plissées sont formées de cellules qui en certains points forment des bourrelets plus ou moins accentués.

Le gros intestin se présente sous la forme d'une sphère dont le diamètre est égal à celui de l'intestin moyen. Cette région est remplie d'un liquide jaune clair qui doit provenir de la sécrétion des tubes de Malpighi. FABRE (1856) étudiant la larve de *Sphex flavipennis* émit des doutes sur l'origine organique de ce liquide ; ayant effectué la dissection sous l'eau, il supposa que le liquide environnant avait pénétré à l'intérieur de l'intestin ; il n'en est rien ; même chez des larves ouvertes en dehors de toute substance aqueuse, on constate toujours la présence du liquide.

Quand la larve rejette le sac noir, les débris alimentaires traversent tout l'intestin postérieur, dilués par le liquide contenu dans le gros intestin ils forment une masse fluide qui durcit rapidement à l'air. Les contractions de la musculature de cette région s'ajoutant à celles de l'intestin moyen aident à la progression et au rejet des matières.

L'épithélium du gros intestin (fig. 13 pl. 1), chez les larves âgées, est composé de cellules qui paraissent identiques quand cette région intestinale est à l'état de réplétion, c'est-à-dire pendant la période active de la larve ; ce sont des cellules cubiques de $20\ \mu$ avec un noyau de $12\ \mu$; une intima chitineuse assez fine recouvre l'ensemble et se prolonge dans la région de l'intestin grêle et du rectum.

Celui-ci est formé par un épithélium plus aplati à cellules de $15\ \mu$ de hauteur avec un noyau de $10\ \mu$.

Après que la larve a vidé son tube digestif, les différentes régions de l'intestin postérieur ont leur aspect profondément modifié. En arrière du point d'arrivée des tubes de Malpighi larvaires dans lesquels on peut déjà déceler certains signes de dégé-

nérescence, l'épithélium intestinal prolifère et donne une série de cœcums (origine des tubes de Malpighi imaginaux) qui font saillie à l'extérieur de l'ancien épithélium, entraînant avec eux la basale et de la musculature (fig. 52, pl. 3) (fig. xxi).

La lumière intestinale est obstruée en avant des tubes de Malpighi par les cellules du cul-de-sac antérieur qui s'étaient écartées pour le passage des débris alimentaires et la communication entre les deux intestins, moyen et postérieur, est de nouveau fermée ; elle ne s'établira de nouveau que plus tard, au moment de la sortie de l'imago.

Les cellules épithéliales se tassent, s'allongent dans le sens radial, les noyaux deviennent plus chromatiques, leur taille diminue.

Le gros intestin (fig. xxi) contracté lui-même, n'offre plus qu'une cavité à contours très sinueux, limitée par l'épithélium formant des plis nombreux et compliqués, dans la région postérieure. Dans la région antérieure les plis surtout longitudinaux se réduisent à six bandes saillantes séparées par de profonds sillons. Les noyaux des cellules de cette région sont massifs,

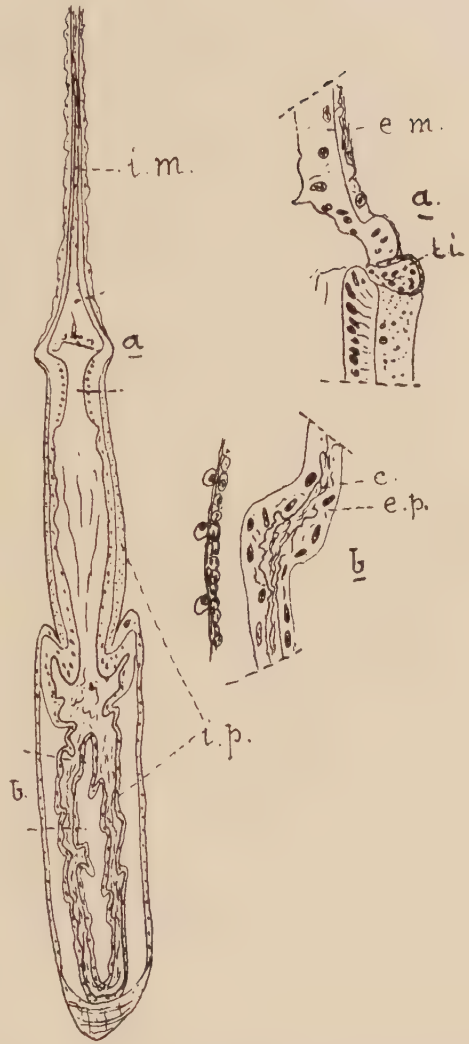


FIG. XXI. — Coupe longitudinale schématique de l'intestin moyen et postérieur chez une pronymphe hivernant ; *im*, intestin moyen ; *ip*, intestin postérieur. *a* : *em*, épithélium de l'intestin moyen ; *ti*, tubes de Malpighi imaginaux ; *b* : *cp*, épithélium de l'intestin postérieur ; *c*, plissements de la chitine bordante.

de taille inférieure à ceux des larves actives ; ceux des parties en saillie sont moins réduits et sont destinés à donner les noyaux des glandes rectales.

Entre ces plis et dans la cavité intestinale, se trouvent des débris cellulaires : granulations chromatiques, amas éosinophiles ; ce sont des restes de cellules rejetées de l'intestin moyen qui vont dégénérer sur place.

Cette région fortement plissée du gros intestin va subir ensuite des modifications profondes ; en un point situé près du cul-de-sac autour de la valvule, certaines cellules épithéliales vont se diviser. En même temps, d'autres dégénèrent ; divisions et dégénérescences vont se continuer jusqu'au moment où apparaît la pigmentation de la nymphe. Les produits rejetés vers la basale sont absorbés par de nombreux phagocytes qui circulent entre les fibres musculaires sous-jacentes. Les sphères de granules se rencontrent en tous points et sur toute la longueur de l'intestin postérieur à l'extérieur de celui-ci.

A cette chromatolyse qui se rencontre surtout dans les zones de multiplication active, vient s'ajouter le rejet de quelques cellules entières dans la lumière intestinale.

Les grosses cellules des plis de la région postérieure du gros intestin se distinguent de plus en plus nettement des autres, leur noyau grossit fortement, le nucléole devenant très apparent, les petites cellules voisines se raccordent avec les grosses cellules ainsi formées qui vont donner les organes désignés sous le nom de *glandes rectales*.

Quant à la région terminale, étant en communication directe avec l'épithélium externe, ses cellules se divisent comme celles de cet épithélium, avec les mêmes caractères que celui-ci : chromatolyse de quelques noyaux, rejet de débris vers la basale et absorption par les phagocytes.

Conclusions

Les deux parties du tube digestif formant l'intestin antérieur et l'intestin postérieur éprouvent pendant la nymphose de grandes modifications. L'épithélium est remanié, la plupart des cellules le constituant entrent en division ; quelques-uns dégénèrent, leurs débris repoussés vers la basale sont absorbés par les phagocytes qui prennent l'aspect de sphères de granules.

Il y a (comme nous le verrons dans d'autres épithéliums) une zone initiale de division, constituée par un anneau désigné sous le nom *d'anneau imaginal*, qui va donner pour l'intestin antérieur le jabot de l'imago et la valvule qui lui fait suite, et pour l'intestin postérieur les tubes de Malpighi imaginaires ; à partir de ces points, les cellules épithéliales vont se différencier de proche en proche, se diviser ou disparaître.

INTESTIN MOYEN

Historique

L'intestin moyen a fait l'objet de nombreuses observations relatives soit à la disposition et à la structure de ses cellules, soit aux modifications que sont susceptibles de subir celles-ci pendant la durée de la vie larvaire ainsi qu'au moment de la formation de la nymphe et de l'imago.

Chez les *Fourmis*, GANIN (1864) montra l'origine de l'épithélium imaginal par division de certaines cellules plus petites de l'épithélium larvaires, les autres cellules plus grandes dégénérant.

KARAWAIEW (1898) étudiant l'intestin moyen d'une *Fourmi* (*Lasius flavus*) trouve dans l'épithélium, même des jeunes larves, une disposition analogue à celle décrites par RENGEL (1896) chez les larves de *Tenebrio molitor* avec les deux séries de cellules : cellules fonctionnelles et cellules imaginaires.

Au moment de la nymphose, l'épithélium intestinal dégénère, tombe dans la lumière et les cellules imaginaires (initiales du ventricule définitif) s'étalent en un manchon continu pour remplacer l'épithélium disparu, quelques-unes restant à l'état de jeunes cellules.

Quant à l'origine des petites cellules, elle est la même que celle des cellules épithéliales : ce sont des cellules-sœurs, les unes s'étant largement développées et fonctionnelles, les autres étant restées petites et constituant les imaginaires.

BERLESE (1899) donne aux petites cellules de la base une origine sanguine.

ANGLAS (1898-1900) dans ses études sur les métamorphoses de la *Guêpe* et de l'*Abeille*, nie chez les toutes jeunes larves la présence

de ces petites cellules larvaires ; elles proviennent dit-il, de l'émigration à travers la basale de cellules errantes qui viennent s'insinuer à la base des cellules épithéliales et se nourrissent à leurs dépens.

Plus tard (1904) cet observateur a donné aux cellules de remplacement une origine différente : les cellules trachéales deviennent libres et émigrent à la base de l'épithélium intestinal, opinion que les observations ultérieures n'ont pas confirmée.

Ch. PÉREZ (1902-1912) a montré, contrairement à l'opinion d'ANGLAS que les cellules de remplacement existent même chez les très jeunes larves d'Hyménoptères et qu'elles donnent au moment de la mue nymphale un nouvel épithélium qui digère l'ancien ; épithélium nymphal qui devient imaginal par des modifications de peu d'importance.

Observations personnelles

Chez toutes les larves étudiées, même à la naissance, on trouve dans l'épithélium intestinal les deux séries de cellules décrites par Ch. PÉREZ chez les jeunes larves de *Polistes* et de *Formica* : cellules fonctionnelles et cellules de remplacement.

Les cellules fonctionnelles le restent pendant toute la vie larvaire ; pendant toute cette période je n'ai jamais constaté de rejet complet de l'épithélium fonctionnel ; il m'est arrivé de voir la formation de boules faisant saillie à la surface et reliées pendant un certain temps à la cellule même, parfois le rejet de certaines cellules après une chromatolyse plus ou moins nette du noyau, autant de stades de dégénérescence ou précédant celle-ci qu'il est rare de rencontrer indiquent que l'épithélium reste en presque totalité fonctionnel pendant toute la vie larvaire.

J'étudierai tout d'abord l'intestin moyen des larves en croissance, des larves filant, des pronymphes pendant l'hivernage et au printemps suivant, des nymphes et des imagos.

Chez toutes les larves (*i. m.* fig. XIV) l'intestin moyen est un sac ovoïde fermé à sa partie postérieure et communiquant par l'orifice de la valvule avec l'intestin antérieur.

Larve de 5 ^{m/m} de longueur venant d'éclore

L'intestin moyen occupe une grande partie du corps de l'animal ; son épithélium avec une basale nette est doublé d'une musculature à striation déjà visible en particulier par la coloration de MANN (bleu de méthyle-éosine).

L'épithélium (fig. 1, pl. 1) est formé de cellules bordantes ou fonctionnelles ayant toutes la même forme : en coupe longitudinale ou transversale, elles se présentent sous une forme carrée ou faiblement rectangulaire ; leur plus grande dimension en hauteur est de 44 μ ; elles ont un protoplasme basophile caractère que l'on retrouve d'ailleurs à ce stade dans toutes les cellules de l'organisme et qui gêne souvent pour la reconnaissance de certains organes ; le noyau de 16 μ sur 8 μ est ovalaire, sa membrane nette entoure une masse chromatique formée par des granulations très fines disposées sur des mailles peu visibles, les nucléoles sont énormes, toujours fortement colorées ; ils forment des masses irrégulières à gros granules.

Le cytoplasme plus ou moins vacuolaire, porte dans sa partie supérieure, une bande plus foncée sur laquelle se détache une autre bande plus claire ; celle-ci en contact direct avec la partie supérieure donnant dans la cavité intestinale une bordure en brosse de 6 à 7 μ .

Entre ces éléments et à la base de ceux-ci on peut distinguer de distance en distance d'autres cellules nettement séparées des précédentes ; elles se présentent sous une forme conique, leur partie inférieure étalée sur la basale intestinale, les autres faces se mouvant latéralement sur les cellules épithéliales voisines, leur partie supérieure s'insinuant entre deux de celles-ci ; ce sont les *cellules de remplacement* sœurs des précédentes ; celles-là existent donc chez les Prédateurs à la naissance, ainsi que l'ont constaté certains auteurs pour d'autres larves. Leur situation ainsi que leur structure les différencient nettement des cellules épithéliales fonctionnelles. Elles se colorent moins fortement par les réactifs, leur cytoplasme finement granuleux entoure un noyau à chromatine éparse et peu dense ; il y a toujours un nucléole apparent et net.

Larve plus âgée (8 ^{m/m} environ)

Les cellules (fig. 2, pl. 1) ont conservé leur structure précédente mais leur taille s'est accrue, leur cytoplasme fortement éosinophile, très granuleux à la base, est vacuolaire entre le noyau et la bordure en brosse, les masses nucléolaires du noyau sont beaucoup plus nettes et moins abondantes, les granulations chromatiques sont légèrement plus denses.

Les *cellules de remplacement* (fig. 2, pl. 1) sont pour la plupart encore isolées, quelques-unes entrent en division et, ainsi que TCHANG YUNG TAÏ (1929) l'avait remarqué chez *Galleria*, ces divisions peuvent s'effectuer dans deux sens différents, parallèlement à la basale, donnant des cellules placées côte à côte, ou perpendiculairement à cette même basale, formant ainsi des groupes de cellules dont le nombre va augmenter progressivement avec l'âge de la larve.

Larves d'âge moyen (12 ^{m/m} de longueur)

Les cellules ont acquis un plus grand développement (72 μ sur 26 μ), elles offrent les mêmes caractères que précédemment : leurs vacuoles sont plus grandes. La bordure en brosse de 12 μ a formé des membranes péritrophiques qui entourent les aliments ingérés par la larve.

Les noyaux ovalaires de 24 μ sur 14 ont de grosses granulations nucléolaires dont quelques-unes peuvent atteindre 4 μ , ces granulations sont souvent très rapprochées et forment une masse centrale.

Les groupes de cellules de remplacement se sont multipliés et il n'est pas rare de trouver quelques cellules en division.

On peut voir souvent, en rapport direct avec l'épithélium de certaines larves des débris cellulaires provenant des éléments rejetés dans la lumière intestinale ; il y a donc chute de quelques cellules phénomène à rapprocher des mues partielles de *Galleria*. Le remplacement de ces cellules ainsi que l'accroissement de leur nombre est effectué par les cellules de remplacement qui s'insinuent entre les cellules épithéliales fonctionnelles et viennent se mettre en rapport avec la cavité intestinale, d'abord par un fin prolongement dont la croissance finit par donner une surface semblable à

celle des cellules avoisinantes. Le phénomène est surtout très net dans la région antérieure de l'intestin, un peu en arrière de la valvule.

Larves ayant atteint leur complet développement (17 à 20 ^{m/m})

Les dimensions des cellules de l'épithélium (fig. 3, pl. 1) sont sensiblement les mêmes que précédemment. La bordure en brosse est toujours très nette, on peut voir en certains points la péritrophique s'en détacher pour entourer le sac noir. Quelques-unes des cellules émettent dans la lumière des prolongements d'abord massifs, qui en s'accroissant, forment un pédoncule qui finit par se couper une portion de la cellule tombe ainsi dans la cavité ; la partie contenant le noyau restant en place ; le processus a été décrit par un certain nombre d'auteurs qui l'avaient considéré comme une sécrétion. TCHANG YUNG TAÏ (1929) a montré que c'était l'indice d'une dégénérescence cellulaire précédant la chute.

En même temps que les cellules se raccourcissent par suite de ces rejets successifs, les cellules de remplacement se divisent assez activement ; il n'est pas rare de voir deux cellules ainsi obtenues s'isoler l'une de l'autre pour former des initiales de nouveaux nids.

Larve filant son cocon

La cavité intestinale est à son développement maximum, les cellules fonctionnelles (fig. 5, pl. 1) se sont fortement aplaties ou plutôt leur aplatissement apparent (car elles ne sont pas plus larges qu'au stade précédent) provient de la disparition d'une bonne part de leur région supérieure. Elles ne présentent plus qu'une bordure en brosse très réduite et imparfaitement raccordée avec les brosses des cellules voisines. Les noyaux ont une structure plus diffuse ; leur ensemble prend une teinte de fond bleuâtre à l'hémalum, le suc nucléaire est légèrement basophile tandis que la chromatine a en partie disparu. Les nucléoles forment des granules sphériques de taille variable nettement séparés les uns des autres, leur structure n'est plus homogène, il n'est pas rare d'en trouver avec une partie centrale claire et une croûte externe colorée.

A la base de l'épithélium, les cellules de remplacement forment

des groupes analogues à ceux déjà décrits par les auteurs ; cellule centrale recouverte par d'autres disposées comme les feuilles d'un bulbe d'oignon.

Larve rejetant le sac noir



FIG. XXII. — Coupe longitudinale de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur d'une larve au moment du rejet du sac noir ; *s.n.*, sac noir ; *i.p.*, intestin postérieur.
a., *b.*, *c.*, *d.* (voir fig. 6, 7, 8, 9, pl. 1).

La communication de l'intestin moyen s'établissant avec l'intestin postérieur, les déchets alimentaires formant le sac noir des auteurs, comprimés par la musculature intestinale ainsi que par une contraction générale des muscles du corps, vont passer dans la région rectale et de là par l'anus à l'extérieur, où ils serviront de ciment pour fixer le cocon aux parois de l'alvéole.

Peu avant ce moment, les cellules de remplacement grossissent et s'étalent sur la basale (fig. 4, pl. 1) quelques-unes s'insinuent entre les cellules épithéliales et peuvent même former un réseau plus ou moins complexe, montrant ainsi de singulières propriétés de glissement, qui se manifestent d'ailleurs pendant toute la vie larvaire au moment où une cellule va en particulier s'éloigner des nids pour former un nouveau nid.

Le contenu de l'intestin se vide par à-coups et progressivement de l'avant à l'arrière, les résidus glissent dans l'intestin postérieur.

Dans une larve dont l'intestin possède encore quelques déchets alimentaires dans la région postérieure (fig. XXII) l'épithélium intestinal offre les particularités suivantes :

De l'arrière à l'avant se retrouvent les différentes modifications que peut subir l'épithélium qui va disparaître. La région la plus postérieure (*a*) (fig. 6, pl. 1) encore renflée par les matériaux non digérés et par des parties rejetées des cellules larvaires, montre un épithélium larvaire analogue à celui que j'ai décrit chez les larves filant leur cocon. La brosse est encore visible, le noyau ovale allongé est normal.

La partie la plus antérieure de la zone renflée (b) est constituée par des cellules formant des excroissances nombreuses, des hernies à pédoncules plus ou moins étranglés ; les noyaux ($16\ \mu$ sur $10\ \mu$) ont encore nucléoles et chromatine visibles, quelques cellules possèdent une bordure en brosse de faible épaisseur : $4\ \mu$ (fig. xxii et fig. 7, pl. 1).

Dans la région rétrécie (c) faisant suite à la précédente, nous assistons à la chute des cellules de l'épithélium larvaire ; au fur et à mesure que l'on s'éloigne de (b) les noyaux des cellules s'hypertrophient ($20\ \mu$ sur $14\ \mu$) ; le réseau de chromatine dont les mailles s'élargissent est formé de granules très fins, les nucléoles sont moins massifs et moins colorables, ils augmentent de taille ; des groupes de cellules dont le cytoplasme granuleux est basophile, tombent dans la cavité intestinale, s'étirant d'abord en gouttelettes de forme variable sur lesquelles on peut encore distinguer une bordure en brosse (fig. xxii et fig. 8, pl. 1).

En (d) où le rétrécissement atteint à ce moment son maximum, la surface de l'épithélium est très irrégulière, elle porte des traces de découpures, de sinuosités provenant de fragments de cellules se détachent ; les cellules restantes se sont allongées ($50\ \mu$) avec des noyaux de $6\ \mu$ sur $12\ \mu$, elles représentent les nouvelles cellules épithéliales provenant des nids de cellules de remplacement.

Ces nids de cellules sont maintenant très rapprochés, ce qui est normal, étant donné le rétrécissement énorme de l'intestin moyen ; les cellules qui les constituent sont moins nombreuses, on ne trouve pas traces de divisions (fig. 9, pl. 1).

Pronymphe hivernant

L'intestin possède après le rejet du sac noir, un nouvel épithélium à cellules de $50\ \mu$ avec noyaux de $13\ \mu$ sur 6 , au-dessous d'elles se trouvent les nids de régénération dont les cellules les plus externes ont donné ce nouvel épithélium.

La plus grande partie de ces cellules va dégénérer sur place ; des vacuoles se creusent dans le cytoplasme ; la chromatine nucléaire se condense en granules plus ou moins épais et quelque temps après, l'intestin n'a plus qu'un épithélium extrêmement réduit, presque inexistant. La cavité (fig. 10, pl. 1) fortement réduite, présente sur une basale toujours très nette et immergées

dans un coagulum assez fortement éosinophile où se trouvent épars quelques granules plus foncés, des cellules à cytoplasme peu abondant dans lequel on aperçoit un noyau très chromatique tellement coloré que parfois il est impossible d'y reconnaître une structure.

Ces cellules sont toujours isolées ; elles se présentent au nombre d'une dizaine sur une coupe transversale ; des coupes longitudinales les montrent tout le long de l'intestin moyen ; elles représentent les initiales des nids comme nous le verrons par la suite.

A la fin du printemps au moment où la pronymphe prend sa forme allongée, prélude de la nymphose, ces cellules d'apparence inerte vont prendre un aspect nouveau ; le noyau se gonfle, prend une structure que l'on peut qualifier de normale (réseau chromatique net) et peu de temps après se divise ; ces divisions se succèdent, et donnent naissance à des groupes rappelant les nids de régénération que nous avons trouvés dans les larves. Les cellules externes grossissent (quelques-unes d'entre elles dégènèrent) s'écartent du centre où se trouve l'initiale et donnent finalement un épithélium d'abord diffus (sorte de tissu réticulé) où les cellules des parois opposées sont souvent en contact (fig. 11., pl. 1), mais se séparent bientôt ; une sécrétion éosinophile se montre dans la nouvelle cavité intestinale dont le diamètre augmente grâce à cette sécrétion.

Ces nouvelles cellules sont beaucoup plus réduites que celles des larves : de 20 μ de haut sur 22 μ de large ; leur noyau à chromatine peu dense possède un ou plusieurs nucléoles.

Nymphe

L'épithélium précédent va persister presque intact chez la nymphe ; quelques cellules surtout dans les régions antérieure et postérieure sont susceptibles d'être rejetées dans la cavité, mais la plupart ne subissent pas de modifications ; ces cellules ont une bordure en brosse mince, avec des noyaux de 20 μ sphériques, à granules chromatiques très fins, les nucléoles sont nets.

A cette période, l'intestin moyen est fortement distendu par la sécrétion des cellules bordantes, sécrétion constituée par un liquide qui ne peut s'échapper par suite de l'obturation des deux extrémités de l'intestin moyen.

A la base des cellules actives existent les nids de régénération qui passent à l'imago et persistent pendant toute la vie imaginale (fig. 12, pl. 1).

Imago

L'imago présente un épithélium analogue à celui de la nymphe.

Conclusions

Les cellules de remplacement existent pendant toute la durée de l'existence de l'insecte, depuis son plus jeune âge à l'état larvaire jusqu'à l'état d'imago. D'abord peu nombreuses, ces cellules sœurs de l'épithélium fonctionnel gardent un caractère embryonnaire, elles sont susceptibles de se diviser pendant la vie larvaire : j'en ai trouvé à ce stade chez les larves d'âges divers.

Avant l'hivernage, elles donnent un épithélium nouveau qui remplace en entier l'épithélium fonctionnel de la larve.

Les cellules de ce nouvel épithélium dégénèrent comme ont dégénéré les anciennes cellules larvaires, il n'en reste chez les pro-nymphe hivernant que quelques-unes placées de distance en distance représentant les initiales des nids ; celles-ci vont rester au repos pendant au moins huit mois et à la fin du printemps une activité nouvelle se manifestera ; en se divisant, elles vont donner un nouvel épithélium : l'*épithélium nymphal* qui pour la plus grande partie de ses constituants, va former l'*épithélium imaginal*. A la base de l'épithélium bordant se trouvent des cellules de remplacement qui passent également à l'imago.

Peut-on prétendre à une digestion des épithéliums successifs par ceux qui le remplacent ? En particulier, quand s'effectue le rejet du sac noir les cellules larvaires qui tombent sont en contact avec un nouvel épithélium sous-jacent, on constate la disparition progressive des éléments rejetés, peut-être y a-t-il digestion et absorption à ce moment, on constate également une disparition analogue dans l'intestin postérieur où l'on trouve quelques-uns de ces éléments.

En tous cas il est difficile d'invoquer la digestion pour la disparition du nouvel épithélium formé avant l'hivernage, puisqu'il ne reste de lui que quelques cellules considérablement atrophiées et certainement incapables d'absorber.

Quoi qu'il en soit, à ce moment, le liquide sanguin manifeste une forte éosinophilie en même temps qu'une augmentation de la taille des cellules adipeuses et en particulier de leurs inclusions. On peut supposer avec quelques raisons que certains produits passent à travers les parois intestinales et viennent se dissoudre dans le liquide sanguin d'où ils seraient puisés et utilisés par les cellules adipeuses pour la formation de leurs réserves.

TUBES DE MALPIGHI

Historique

KARAWAIEW (1898) décrit chez *Lasius flavus* une dégénérescence progressive sans participation des phagocytes ; il y a chromatolyse et les cellules se dissolvent dans le sang. Cette dégénérescence est très lente.

POUR ANGLAS (1900), les tubes de Malpighi régressent, le protoplasme se creuse de vacuoles, le noyau se fragmente, la phagocytose n'intervient pas et on ne trouve pas de sphères de granules.

Ch. PÉREZ (1902) constate une action violente des phagocytes qui finissent par englober complètement les organes larvaires de *Formica rufa*.

D'après les observateurs précédents, les tubes de Malpighi sont complètement détruits chez tous les *Hyménoptères*, au moment de la nymphose ; seul le mode de destruction diffère : dégénérescence avec chromatolyse sans phagocytose préalable, ou phagocytose intense des tissus en apparence intacts.

De nouveaux tubes se constituent ensuite : *les tubes imaginaires*.

Observations personnelles

Les larves de *Philanthus triangulum* ainsi que celles de *Cerceris arenaria* possèdent comme toutes les larves d'*Hyménoptères*, quatre tubes de Malpighi (*t. M*, fig. xiv) ; légèrement sinueux, ils s'allongent le long de l'intestin moyen, entre celui-ci et le tissu adipeux profond et viennent déboucher dans la région antérieure de l'intestin postérieur, désigné parfois sous le nom d'intestin grêle.

Entourés par le tissu adipeux et le réseau des glandes sérici-

gènes, ils se confondent facilement en tant que structure histologique avec ces dernières chez les larves jeunes. A ce moment leurs noyaux fortement chromatiques sont immergés dans un cytoplasme dont les caractères différentiels ne sont pas encore très distincts. Par la suite leur taille augmente et leur structure particulière permet de les reconnaître facilement.

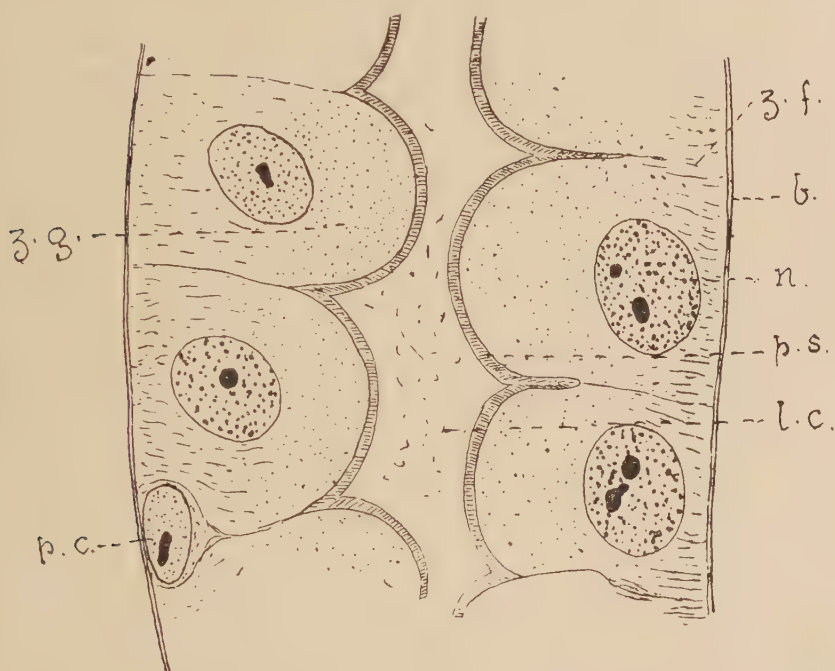


FIG. XXIII. — Tubes de Malpighi de larve âgée : *n*, noyaux ; *b*, basale ; *ps*, plateau strié ; *zf*, zone fibrillaire ; *zg*, zone granuleuse ; *pc*, petite cellule ; *lc*, lumière du canal.

En un point quelconque des tubes et pendant toute la vie larvaire, je n'ai jamais trouvé aucune division ; les cellules augmentent de taille sans se multiplier à mesure que grandit la larve.

Chez les larves âgées, les tubes de Malpighi (fig. XXIII) offrent les caractères suivants : une lumière réduite, bordée de cellules à cytoplasme clair dans lequel sont immergés des noyaux de 25 μ à chromatine formée de granulations fines disposées sur un réseau ; il y a un ou plusieurs nucléoles, souvent rubannés. Une membrane nette sépare les différentes cellules dont le cytoplasme montre les particularités suivantes : une zone inférieure fibrillaire bordée

extérieurement d'une basale sur laquelle on trouve de distance en distance des ramifications trachéolaires ; au-dessus de cette région, une zone granuleuse avec çà et là de petites vacuoles éparses (les granulations sont nettement visibles à la suite d'une coloration par la méthode de HOLLANDE : hémalum, orange G, acide phosphomolybdique, vert lumière). Autour de la lumière du canal, dans lequel se trouve une sécrétion légèrement éosinophile, les cellules portent une bordure en brosse ; par l'hémalum ou l'hématoxyline ferrique, éosine, les noyaux se montrent entourés d'un cytoplasme légèrement éosinophile, dont la couleur pâle, tranche nettement sur la chromatocité des tissus avoisinants et en particulier des glandes séricigènes avec lesquelles il serait facile de confondre les tubes de Malpighi.

On peut remarquer de distance en distance à des intervalles irréguliers des cellules de taille plus réduite que celles constituant la plus grande partie des tubes ; leur noyau plus petit, leur cytoplasme peu abondant, à structure plus homogène que celle des cellules voisines, les feraient considérer, si la destinée des tubes de Malpighi ne venait pas contredire cette manière de voir, comme des cellules imaginaires. Je crois plutôt que ces cellules de petite taille représentent des éléments au repos, comme on en trouve souvent dans les glandes en activité.

Quoi qu'il en soit, l'activité fonctionnelle des tubes de Malpighi se manifeste pendant toute la durée de la vie larvaire ; elle donne naissance à un liquide transparent jaunâtre, qui s'accumule dans la panse rectale, liquide qui sera rejeté en même temps que le sac noir.

Le rejet de celui-ci, marque une période nouvelle dans le métabolisme des tubes de Malpighi ; ils ne survivront pas à la larve ; comme chez les *Guêpes*, l'*Abeille* et les *Fourmis*, ils vont disparaître et cette disparition va s'effectuer par dégénérescence intrinsèque, sans action directe d'éléments figurés étrangers, sans phagocytose.

Cette dégénérescence (fig. 66, pl. 4) se produit en quelques jours, sa rapidité est en rapport avec la température ; elle n'est jamais complète au moment de l'hivernage et les pronymphes enfermées dans le cocon montrent toujours des traces plus ou moins nettes de ces organes larvaires.

Tout d'abord les modifications se manifestent par un affaiblissement

sement de la coloration générale du cytoplasme par rapport aux tubes intacts, les limites des cellules disparaissent et leurs contours du côté de la lumière deviennent irréguliers, la bordure en brosse n'existe plus. Les noyaux présentent des transformations importantes dans leur morphologie et leur structure ; ils s'échancrent, prennent une forme irrégulière, parfois des lobes se détachent de la masse principale et s'isolent ; la chromatine se présente sous forme de granulations dont le nombre se réduit, tandis que parallèlement la taille de ces granules augmente ; les nucléoles se modifient, on les trouve souvent avec une masse centrale faiblement basophile, quelquefois même nettement acidophile, entourés d'une écorce plus ou moins épaisse fortement chromatique et basophile.

Ces modifications continuant, la lumière du canal disparaît par suite du gonflement et de la diffluence des cellules qui l'entourent, de profondes vacuoles se creusent dans le cytoplasme, vacuoles dans lesquelles se trouvent souvent des substances éosinophiles.

La dégénérescence s'accroît, la basale se plisse tout en conservant son intégrité, malgré la présence de quelques leucocytes peu nombreux que l'on trouve à proximité et dont les vacuoles peu importantes à cette période contiennent de rares inclusions éosinophiles.

Entourées par la basale, les cellules du tube de Malpighi se sont profondément modifiées : de grandes vacuoles dans lesquelles on trouve parfois de grosses inclusions fortement chromatiques, se creusent dans le cytoplasme. Les noyaux, pour la plupart, subissent une chromatolyse intense ; la condensation de la chromatine s'est poursuivie, la membrane nucléaire se déchire pendant que la chromatine se fragmente en une série de granulations que l'on retrouve par la suite dans certaines vacuoles cytoplasmiques (fig. 49, pl. 3). La basale se plisse de plus en plus, indice d'une contraction générale de la section des tubes dont le contenu cellulaire en dégénérescence passe sans aucun doute par osmose dans le liquide sanguin environnant. La déformation des noyaux dont la chromatolyse n'est pas complète se continue pendant que le cytoplasme, fortement réduit, ne forme plus que de petits trabécules entourant de grandes vacuoles dans lesquelles les colorants n'arrivent plus à déceler que quelques rares corpuscules chromatiques. Ces phénomènes de destruction se manifestent sur toute la longueur des tubes, avec une légère avance pour la région antérieure ; ils s'arrêtent avant la destruction totale, au bout de quelques jours.

Pendant toute la durée de l'hivernage, ce qui reste des tubes larvaires ne subit pas de modification importante ; on y trouve une basale fortement plissée, entourant quelques granules plus ou moins chromatiques plongeant dans un magma légèrement fibrillaire et éosinophile ; souvent la dégénérescence est poussée à un tel degré que le contenu entourant les granules semble homogène et se colore d'une façon analogue au liquide sanguin (fig. 50, pl. 3).

On les retrouve de plus en plus atrophiés jusque dans le corps des nymphes nouvellement formées ; par la suite, la basale finit par être désagrégée et les débris absorbés par les phagocytes.

Les phénomènes de dégénérescence sont identiques chez *Phylanthus* et chez *Cerceris*.

Tubes de Malpighi imaginaires. — Au moment où se manifestent les premiers symptômes de modifications histologiques des tubes larvaires, en certains points d'une zone annulaire de l'intestin grêle (portion antérieure de l'intestin postérieur) situés immédiatement au-dessous des points d'arrivée des tubes larvaires, il se produit par prolifération de certains groupes de cellules, une série de formations en doigts de gant à sommets dirigés vers l'extérieur : ce sont les *tubes de Malpighi imaginaires*. Les divisions s'arrêtent rapidement et les organes nouveaux arrivent à peine à soulever la musculature intestinale aux points où ils se sont formés. Les noyaux sont très petits, fortement chromatiques, le cytoplasme est basophile (fig. XXI, fig. 52, pl. 3).

Cette zone de multiplication entre en diapause comme tous les tissus de la pronympe, son activité reprendra à la fin du printemps de l'année suivante, moment où les divisions se succédant donnent naissance à de nombreux tubes de Malpighi au nombre de 60 à 70 (BORDAS, 1894) qui s'allongent de plus en plus et s'insinuent entre l'intestin et les masses adipeuses.

Les divisions nombreuses dans la région terminale se rencontrent également le long des tubes. Accompagnant ceux-ci et doublant l'épithélium à l'extérieur de la basale, se trouvent quelques fibres musculaires, ainsi que des cellules trachéolaires avec leurs ramifications.

Conclusions

Les *tubes de Malpighi larvaires* disparaissent peu après le filage du cocon, par dégénérescence du cytoplasme, formation de vacuoles avec coagulum éosinophile, et par chromatolyse des

noyaux : condensation de la chomatine en granules de moins en moins nombreux et de plus en plus denses, disparition de la membrane nucléaire ; toutes ces modifications s'effectuent à l'intérieur de la basale qui se plisse fortement, mais dont l'intégrité est conservée en tous points. Les produits formés doivent passer dans le sang par osmose.

Il n'y a pas, avant l'hivernage, action directe des phagocytes. A la nymphose au contraire, ces éléments désagrègent ce qui reste des tubes larvaires et les englobent.

Les tubes de Malpighi imaginaires se forment peu après le rejet du sac noir par prolifération de l'épithélium de l'intestin postérieur dans la région placée immédiatement au-dessous des points d'arrivée des tubes larvaires. Après un arrêt de développement pendant l'hivernage, ils se forment complètement à la nymphose.

GLANDES SERICIGENES

Historique

Les larves d'*Hyménoptères* possèdent des glandes qui débouchent à l'intérieur de la cavité ou près de l'orifice buccal. Ces glandes sont surtout bien développées chez les larves filant un cocon, où on les désigne sous le nom de *glandes séricigènes*.

Que deviennent ces glandes pendant la nymphose ?

KARAWAIEW (1898) ne fait pas intervenir l'action des phagocytes dans la destruction des glandes séricigènes de *Lasius flavus* ; l'atrophie commence après le filage du cocon, la lumière de la glande s'oblitére, les noyaux et les cellules se désagrègent et leurs débris se dissolvent dans le sang.

ANGLAS (1900) constate chez la guêpe une dégénérescence précédant l'action des phagocytes qui d'après lui, d'ailleurs, n'englobent rien.

Ch. PÉREZ (1902-1910) indique chez *Formica rufa* une phagocytose intense sans dégénérescence préalable.

Les *glandes séricigènes* des larves d'*Hyménoptères* ont été décrites avec quelques détails par FABRE (1856), SEURAT (1899), ANGLAS (1900), Ch. PÉREZ (1902), HENNEGUY (1904). Ces descriptions s'appliquent aux divers groupes d'*Hyménoptères*. De tous ces au-

teurs, FABRE est le seul qui se soit adressé à des larves de Prédateurs (Sphégiens).

Décrivant l' « appareil sérifique (sic) » de la larve de *Sphex flavipennis*, il donne les indications suivantes : « Chaque glande « formée d'abord d'un tube d'assez gros calibre capricieusement « flexueux, se divise et se subdivise bientôt en courts rameaux qui « s'anastomosent avec les rameaux voisins pour former des mailles « irrégulières d'où s'échappent d'autres subdivisions également « anastomosées en mailles et ainsi de suite, dans toute l'étendue de « l'appareil glandulaire. Les glandes sérifiques des *Ammophiles* ne « diffèrent pas de celles des *Sphex* et chose digne de remarque, les « *Bembex* qui n'ont aucune parenté avec les Sphégiens en présentent encore de pareilles. »

Observations personnelles

Les *glandes sérigigènes* (g. s. fig. xiv) constituent chez les larves de *Philanthus triangulum* et de *Cerceris arenaria* deux séries de tubes placés latéralement par rapport au tube digestif, entre celui-ci et le tissu adipeux ; tubes qui se ramifient, les ramifications étant susceptibles de s'anastomoser entre elles ; on ne trouve pas le réseau compact indiqué par FABRE, mais des ramifications plus ou moins complexes avec quelques anastomoses (fig. xiv).

Dans la région antérieure les tubes légèrement sinueux se portent à la face ventrale de la larve où ils se renflent pour constituer deux réservoirs (r. s. fig. xiv), de ces réservoirs partent deux tubes de calibre plus réduit qui, après avoir longé la chaîne nerveuse ventrale, se réunissent sous le ganglion sous-œsophagien en un tube unique qui se porte dans le labium. Il y a donc ici une disposition analogue à celle décrite par SEURAT (1899) chez les *Microgasterides*, les *Braconides* et les *Ichneumonides*.

Dans la région labiale, ce tube va constituer un organe qui offre une certaine ressemblance avec la filière des *Lépidoptères*. Son épithélium à petites cellules serrées est doublé d'une musculature susceptible d'ouvrir ou de fermer l'orifice ; dans sa région antérieure, ce tube se divise et se met en communication avec les deux appendices médians perforés que nous avons appelés les filières.

La région antérieure, des filières au réservoir, est doublée d'une cuticule chitineuse très mince ; cette région n'est pas glandu-

laire. La partie sécrétrice est située en arrière des réservoirs vers les tubes ramifiés.

Chez les larves très jeunes qui viennent d'éclore et commencent à se nourrir, les glandes séricigènes, région des canaux antérieurs, réservoirs et région sécrétrice, n'offrent pas entre elles de différences bien sensibles, de même le tout se confond facilement avec les tubes de Malpighi.

Rapidement les caractères différentiels se révèlent et ils vont se conserver pendant toute la vie larvaire. De même que pour les tubes de Malpighi le nombre des cellules des glandes séricigènes n'augmente pas pendant la vie larvaire ; leur dimension seule va croissant progressivement à mesure que la taille de la larve augmente. De $14\ \mu$ à la naissance les cellules séricigènes atteignent $36\ \mu$ à la fin de la vie larvaire.

Sur les coupes, la région sécrétrice se présente dans son ensemble avec des propriétés chromatiques fortement marquées, ce qui permet de distinguer les tubes séricigènes des tubes de Malpighi avec lesquels il serait facile de les confondre en raison de leur taille, l'hémalun ou l'hématoxyline au fer, colorent non seulement le noyau mais également un réseau fibrillaire cytoplasmique représentant peut-être des *tonofibrilles* (fig. 60, 61, 62, 64, pl. 4), le cytoplasme lui-même est fortement basophile.

Les ramifications des tubes se terminent fréquemment en cul-de-sac avec des caractères histologiques identiques au reste du tube.

Les cellules de $36\ \mu$ de hauteur sur $28\ \mu$ de largeur, sont nettement séparées les unes des autres ; une basale les isole de la cavité générale. Le noyau sphérique de $20\ \mu$ est placé au centre de la cellule, il est entouré d'une membrane nuclaire dans laquelle le suc nucléaire basophile baigne de fines granulations chromatiques placées sur un réseau ; il existe des nucléoles irréguliers et leur nombre semble diminuer quand la cellule avance en âge.

La lumière de la glande renferme de très bonne heure une sécrétion éosinophile, indice probable d'une activité cellulaire ; cette constatation est à rapprocher de la sécrétion des glandes séricigènes chez les *Lépidoptères* où elle s'opère pendant toute la vie larvaire et se manifeste souvent à tout âge par la formation extérieure de fils de soie.

C'est surtout au moment du filage du cocon que se révèle l'ac-

tivité sécrétrice. La lumière des glandes montre dans les coupes des fibrilles éosinophiles (fig. 64, pl. 4) se détachant de la surface des cellules et se mettant en rapport dans la région centrale avec un coagulum également éosinophile dans lequel se trouvent souvent des granulations sphériques fortement basophiles de taille variable.

Les réservoirs gonflés par la sécrétion se vident et la soie s'échappe par les filières par étirement des fils et sous l'influence de la contraction générale du corps, car on voit parfois s'accumuler sur le labium une masse visqueuse s'échappant des filières.

La construction du cocon terminée, de profondes transformations vont modifier la structure des différentes parties.

La chromaticité générale diminue pour l'ensemble des cellules sans un changement notable de forme pour les noyaux ; ceux-ci présentent les mêmes phénomènes que nous avons trouvé dans les noyaux des tubes de Malpighi ; le suc nucléaire se colore plus fortement, la chromatine se condense en granules de plus en plus épais et fortement colorables ; les limites cellulaires disparaissent, de nombreuses vacuoles contenant des substances éosinophiles et aurantiophiles font leur apparition dans le cytoplasme (fig. 49, pl. 3). C'est en un mot une dégénérescence analogue à celle des tubes de Malpighi, mais plus hâtive que chez ces derniers. On trouve dans une même larve des tubes de Malpighi à structure presque normale pendant que les tubules séricigènes montrent des signes non équivoques de dégénérescence.

Chez les larves de *Cerceris*, les noyaux d'abord sphériques prennent parfois des formes incurvées, même ramifiées, de grosses vacuoles cytoplasmiques éosinophiles se moulant sur les noyaux ainsi déformés.

La suite des transformations offre des caractères identiques à ceux que nous avons vus pour les tubes de Malpighi ; à l'hivernage, il ne reste des glandes séricigènes qu'une membrane fortement plissée (fig. 50, pl. 3) : la basale primitive entourant des corpuscules chromatiques (basophiles), noyaux chromatolysés dans un coagulum éosinophile plus ou moins fibrillaire. C'est seulement après l'hivernage au moment de la nymphose que les phagocytes s'attaquent à ces restes et les englobent.

La plus grande partie de la glande disparaît ainsi ; seule la région antérieure va prendre une voie différente ; au moment où dans la portion sécrétrice ainsi que dans l'épithélium des résér-

voirs, on voit se produire les différentes phases de la dégénérescence, les cellules des canaux excréteurs s'allongent dans le sens de la hauteur, quelques-unes d'entre elles se désagrègent (chromatolyse du noyau) la lumière du canal disparaît en partie, les noyaux se condensent, l'ensemble épithélium et basale va persister presque intact (fig. xxiv et xxv) jusqu'à la nymphose.

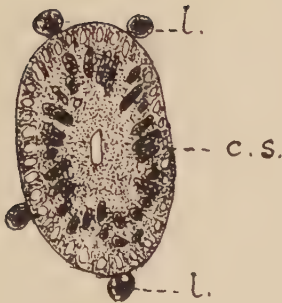


FIG. XXIV. — Coupe transversale d'un canal excréteur de glandes séricigènes chez une pronympe : *cs*, épithélium du canal ; *l*, leucocytes.

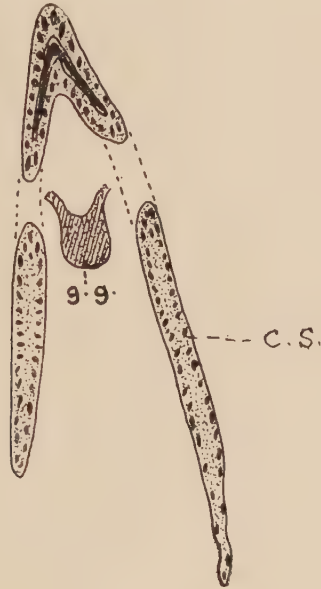


FIG. XXV. — Coupe longitudinale des canaux excréteurs des glandes séricigènes chez une pronympe au point de rencontre des deux canaux : *cs*, canaux ; *gg*, ganglions sous-œsophagiens.

Sans avoir pu suivre dans tous ses détails la transformation complète de ces canaux, j'ai constaté à la nymphose une multiplication intense des cellules les constituant, les nouveaux canaux ainsi formés s'allongent et pénètrent dans la région thoracique, ils vont constituer les canaux des glandes salivaires de l'imago.

Conclusions

Il faut considérer dans les glandes séricigènes : une partie *sécrétrice* : les tubes sinueux et anastomosés et une partie *conductrice* : réservoirs et canaux. La première disparaît d'une manière analo-

gue à celle des tubes de Malpighi : par dégénérescence sans phagocytose jusqu'à l'hivernage, il en est de même des réservoirs.

Au printemps, ce qu'il en reste, est absorbé par les phagocytes.

Quant aux canaux, ils persistent avec quelques modifications pendant la période d'hivernage ; par la suite, ils donnent chez la nymphe et l'imago les canaux excréteurs des glandes salivaires.

JANET (1907) avait signalé chez les *Fourmis*, une utilisation analogue d'une partie des canaux séricigènes qui passent de la larve à l'imago.

LES MUSCLES

Historique

La question de la métamorphose des muscles des Insectes a donné lieu aux discussions les plus nombreuses et en même temps les plus différentes.

Comme le fait remarquer avec juste raison POYARKOFF (1910), si les descriptions des différents auteurs sont assez concordantes, l'interprétation des faits donne souvent des conclusions opposées.

KARAWAIEW (1898) étudiant les muscles d'une *Fourmi* : *Lasius flavus*, y découvre deux catégories de noyaux : des grands et des petits ; ils se rencontrent même chez les jeunes larves et ils correspondent : les grands, aux noyaux des myoblastes larvaires, les petits aux myoblastes imaginaires ; ce sont ces derniers qui après s'être multipliés pendant la vie larvaire et surtout à la nymphose, reconstitueront les muscles de l'imago. Les myoblastes larvaires disparaissent, tandis qu'au voisinage des myoblastes imaginaires le protoplasme de la fibre prend un aspect particulier. Le mode de nutrition des myoblastes imaginaires serait une nécrophagie.

TERRE (1899) confirme les résultats de KARAWAIEW : « Les muscles de l'*Abeille* possèdent les deux sortes de noyaux : gros et petits ; à la nymphose, les gros disparaissent par chromatolyse, les muscles dégénèrent et leur substance sert de nourriture aux myoblastes imaginaires. »

ANGLAS (1900) étudiant la *Guêpe* et l'*Abeille* indique des processus différents, suivant les muscles considérés :

1°. Les muscles qui disparaissent totalement régressent

d'abord, puis sont désagrégés par les phagocytes de taille différente qui pénètrent dans leur masse, s'insinuent entre les fibres : ce sont des leucocytes qui se nourrissent d'abord sans rien englober. Finalement les leucocytes absorbent les granulations et les digèrent. L'auteur nie la formation des sphères de granules.

Les grands leucocytes ne pénètrent pas dans le muscle et l'auteur n'insiste pas sur leurs fonctions.

2°. Les muscles qui se transforment avec intervention de leucocytes sont découpés par les leucocytes comme précédemment ; puis les masses se groupent, on y reconnaît de nouveaux noyaux très petits : noyaux bactériformes ou noyaux imaginaires, provenant de la fragmentation des noyaux larvaires ; ces noyaux bactériformes se multiplient dans le myoblaste qui grossit et donne des fibres musculaires. Les leucocytes placés autour disparaissent.

3° Les muscles sur lesquels les leucocytes ont peu d'action possèdent près de leur gros noyau larvaire de petits amas provenant de la division du précédent : ce sont les noyaux imaginaires. Les fibres ne sont pas découpées par les leucocytes.

4°. Les muscles nouvellement formés. A la base des bourgeons des appendices on trouve des cellules mésodermiques indifférenciées qui constitueront les futurs myoblastes de l'appendice de l'adulte.

BERLESE (1899-1901) admet chez *Polistes* une émigration de sarcocytes à partir des muscles thoraciques dorsaux ; ces sarcocytes vont s'installer près des histoblastes des pattes et deviendront les myoblastes de ces appendices. Quelquefois des éléments issus des muscles deviendraient des cellules adipeuses.

ANGLAS (1904) fait sienne l'opinion de R. S. BREED (1903) qui fait dériver des trachées les cellules libres observées au milieu des muscles remaniés, opinion reconnue fautive depuis.

Ch. PÉREZ (1902-1912) étudiant *Formica rufa* et *Polistes gallica* trouve les petits noyaux myoblastiques imaginaires de KARAWAIEW et de TERRE. Pendant la nymphose, certains muscles disparaissent phagocytés par les leucocytes, la plupart se transforment, les noyaux imaginaires se divisent « Il semble parfois que quelques-uns de ces noyaux myoblastiques avortent, du moins peut-on ren-
« contrer dans les muscles de petites boules pycnotiques qui ne
« semblent pouvoir recevoir d'autre interprétation ». Quelques myoblastes peuvent sortir, s'isoler et se diviser extérieurement,

puis s'accoler et se fusionner de nouveau. Quant aux noyaux larvaires, on les retrouve dans les muscles mais leur sort ultérieur est inconnu.

« Quant aux muscles larvaires qui vont donner les muscles « du vol, ils présentent à la fois noyaux larvaires et noyaux imagi-
« naux ; ceux-ci se divisent activement, puis se produit un clivage
« longitudinal de la substance musculaire dont la striation a dis-
« paru ; les myoblastes imaginaires s'insinuent entre les fibres,
« quelques-uns avortent et disparaissent, mais le fait est excep-
« tionnel. »

Les myoblastes s'accolent et se fusionnent aux plages larvaires, puis s'étirent et se fragmentent en donnant de nouveaux noyaux.

Quelques fragments musculaires peuvent être phagocytés et dans ces phagocytes se trouvent des fragments échromatolysés de noyaux (formation des *sphères de granules*).

Quant aux noyaux larvaires il est vraisemblable qu'ils peuvent se diviser pour donner de petits noyaux imaginaires.

Les muscles de nouvelle formation : muscles des appendices en particulier sont exclusivement formés par les histoblastes imaginaires.

Quoique ne s'étant pas adressé aux *Hyménoptères*, je cite l'opinion de POISSON (1926) qui, dans son étude sur les *Hémiptères aquatiques*, montre la formation des muscles par l'apport de myoblastes qui se groupent, se multiplient, puis se différencient en fibres. La distinction entre noyaux larvaires et noyaux imaginaires, d'après cet auteur, est un peu subtile ; ces noyaux ont tous la même origine et les derniers sont des myoblastes comme les premiers.

« Au voisinage de la mue imaginaire, les noyaux musculaires
« sont de deux sortes : les uns gros, peu chromatiques, et se multi-
« plient par division directe, ce sont les *vieux noyaux larvaires*.
« D'autres au contraire, sont petits, sphériques ou allongés, très
« chromatiques : ce sont les noyaux provenant des derniers apports
« myoblastiques. Ces derniers une fois incorporés à la fibre, se divi-
« sent encore mitotiquement pendant quelque temps tout au
« moins.

« Que deviennent les noyaux larvaires ? Il en persiste incon-
« testablement dans le muscle imaginal, mais j'ai constaté aussi
« qu'au moment de la dernière mue certains d'entre eux donnaient

« naissance par amitoses successives à une série de petits noyaux secondaires. Ces derniers persistent-ils ? Je ne puis me prononcer avec certitude ; mais il est bien probable qu'ils sont destinés à disparaître. En effet, peu de temps avant la mue imaginale on observe fréquemment que les fibres sont parsemées de petits noyaux pynotiques. »

Observations personnelles

La musculature des larves comprend les muscles segmentaires servant aux différents mouvements du corps et les muscles entourant le tube digestif.

Comme il est de règle chez les Arthropodes les muscles sont striés.

Les muscles segmentaires comprennent des muscles longitudinaux placés dans chaque segment ; ils sont fixés sur la chitine des sillons intersegmentaires. Formant deux groupes : l'un dorsal, l'autre ventral, ils séparent les deux zones adipeuses interne et externe. Il existe également deux muscles obliques dorso-ventraux par segment, ils se fixent dans la région dorsale d'un sillon intersegmentaire et dans le sillon qui précède celui-ci à la face ventrale.

Deux petits muscles latéraux dorso-ventraux, perpendiculaires aux longitudinaux, sont également placés dans chaque segment.

Ces muscles sont toujours constitués par une partie contractile composée de fibrilles sur lesquelles on distingue une striation, même chez les jeunes larves ; les noyaux sont à la périphérie de la fibre, logés dans une partie non différenciée du sarcoplasme (fig. 53, pl. 4).

Pendant toute la durée de la vie larvaire le nombre des noyaux musculaires ne semble pas s'accroître par mitose ; je n'ai pu trouver, dans toutes les préparations examinées, quelques-unes de larves fixées à l'approche d'une mue, aucune trace de division mitotique ; on peut voir de distance en distance des noyaux allongés (fig. xxvi. fig. 32, pl. 8) dont les nucléoles se sont écartés les uns des autres et pour quelques uns, se sont même condensés aux extrémités ; parfois une membrane se montre dans la région moyenne de ces noyaux, on a ainsi deux nouveaux noyaux qui s'accroissent rapidement et deviennent ainsi semblables aux autres noyaux ; ces noyaux frères sont d'abord très près l'un de l'autre, ils s'éloi-

gnent ensuite par suite de l'allongement de la fibre et peut-être par un déplacement propre.

Ces noyaux ainsi formés ont la même structure que les noyaux dont ils dérivent, ovales, leur plus grande dimension dans le sens de la fibre, ils possèdent une membrane nucléaire nette, un réseau chromatique lâche, avec chromatine éparse, un ou deux nucléoles. Leurs dimensions sont de $18\text{ }\mu$ de long sur $8\text{ }\mu$ de large.



FIG. XXVI. —
Amitose des
noyaux mus-
culaires :
larve d'âge
moyen.

A cette multiplication par amitose vient s'ajouter l'action des myoblastes ; au moins à la fin de la vie larvaire, j'ai pu voir chez certaines larves ces éléments accolés aux muscles de la région thoracique (fig. 33, pl. 2). Tous les muscles reçoivent-ils semblables apports ? Je ne peux l'affirmer.

En tous cas, les noyaux que l'on trouve dans les muscles larvaires ont sensiblement même taille et même structure. Il faut donc supposer que les myoblastes après leur incorporation aux muscles accroissent rapidement leur matériel nucléaire au point que celui-ci ne présente plus de différences avec les anciens noyaux larvaires. Les myoblastes accolés aux muscles ont le plus souvent un noyau dont la taille est nettement supérieure à celle des éléments semblables encore libres.

Au moment de la construction du cocon, quand la taille de la larve est arrivée à son maximum, les divisions amitotiques des noyaux musculaires prennent une très grande amplitude. Le fait a été signalé par un grand nombre d'auteurs en particulier METCHNIKOFF (1893), MERCIER (1906), FEYTAUD (1912), Ch. PÉREZ (1912) ; ce serait un processus de multiplication inflammatoire.

Ces divisions successives ont pour résultat de donner de nombreux noyaux alignés en files et plus ou moins serrés dans celles-ci (fig. 54, pl. 4).

On assiste tout d'abord à un allongement du noyau primitif qui peut prendre d'assez fortes dimensions, les extrémités se détachant comme par une sorte de bourgeonnement et finalement le tout se résout en fragments dont chacun donnera un noyau.

Ces divisions s'arrêtent rapidement : au bout de quelques jours quand l'évacuation par la larve des résidus digestifs est terminée, on ne trouve plus trace de ces multiplications.

A cette activité propre au muscle larvaire, vient se surajouter à ce moment et d'une manière plus intense, l'action des *myoblastes*.

Ces éléments migrateurs se rencontrent à tous les stades larvaires, même chez les larves les plus jeunes ; leur taille s'amplifie légèrement au fur et à mesure que grandit la larve ; on les a signalés depuis longtemps comme des éléments sanguins, je les ai décrits dans un chapitre précédent.

Un peu avant le rejet du sac noir, ces éléments en grand nombre s'accolent aux muscles, s'étalent et se fusionnent étroitement avec eux, leur noyau plus réduit que les noyaux primitifs inclus dans la substance musculaire, se distingue facilement à ce stade ; plusieurs myoblastes sont susceptibles de s'adjoindre à un seul muscle, ils ne semblent pas se diviser à ce moment.

Cette période marque pour la plupart des tissus larvaires le début de profondes modifications dont nous indiquons les caractéristiques dans chaque cas particulier.

Les noyaux musculaires de la larve vont réduire leur taille, en même temps leur chromaticité va augmenter : c'est tout d'abord le suc nucléaire qui devient basophile pendant que les grains chromatiques se condensent ; la membrane nucléaire se contracte et au moment de l'hivernage les noyaux transformés présentent l'aspect de masses chromatiques de 8 à 10 μ dans lesquelles il est assez difficile de reconnaître une structure. C'est une véritable *dédifférenciation* qui s'opère dans tous les tissus à ce moment.

Si l'on examine les muscles d'une pronymphe peu avant l'hivernage ou pendant celui-ci, il est facile d'y reconnaître deux sortes de noyaux de taille bien différente ; les plus gros représentent les anciens noyaux larvaires, on les trouve répartis un peu partout dans les masses musculaires ou à la périphérie de celles-ci ; les autres plus petits que les précédents et plus chromatiques, se trouvent à la périphérie ; ce sont les noyaux myoblastiques.

Un examen attentif permet de rencontrer tous les stades de fusion des myoblastes. A certains points on peut voir à peu de distance des faisceaux musculaires des myoblastes s'allongeant parallèlement à la surface des muscles. Il n'est pas rare d'en trouver de très allongés, fortement incurvés (fig. xxvii) leurs deux extrémités appuyées à la surface du muscle, la région moyenne contenant le noyau à une certaine distance ; d'autres plus rappro-

chés montrant entre eux et le muscle avec lequel ils vont se fusionner une légère fente qui permet de les reconnaître.

Les éléments bactériiformes d'ANGLAS (1900), les petits noyaux imaginaires de TERRE (1900), Ch. PÉREZ (1902-1912), HUFNAGEL (1918) sont représentés sans aucun doute chez les *Sphégiens* par ces éléments myoblastiques qui viennent se joindre aux muscles.

Chez les larves de *Philanthus* et de *Cerceris* il n'y a donc pas comme chez les autres *Vespides* étudiés : *Vespa germanica*, *Polistes gallica*, et même les *Mellifères*, *Apis mellifica* en particulier, les deux sortes de noyaux trouvés par les auteurs précédents : les uns gros désignés sous le nom de noyaux larvaires, les autres plus petits dont la division va donner les noyaux de la musculature nouvelle, appelés noyaux imaginaires.

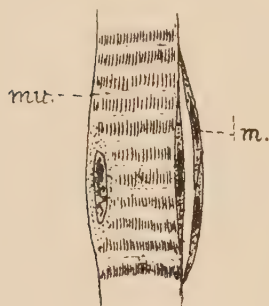


FIG. XXVII. — Arrivée des myoblastes sur les muscles. Pronympe hivernant (octobre) : *mu.*, muscle larvaire ; *m.*, myoblastes.

Pendant toute la durée de la vie larvaire et en particulier au moment des mues, les noyaux musculaires se multiplient par amitose, parfois de nouveaux éléments, les myoblastes, viennent se fusionner aux muscles.

Ces phénomènes atteignent leur maximum d'intensité à la fin de la vie larvaire, où pendant que les anciens noyaux musculaires se divisent par de nombreuses amitoses, les myoblastes se portent à la surface des muscles et s'incorporent à eux.

Il y a ici une série de modifications semblables à celles indiquées par POISSON (1924) pour les muscles des *Hémiptères aquatiques*. De même que pour ces derniers, chez les *Sphégiens*, malgré la présence à un moment donné de noyaux de taille différente, il n'y a pas à proprement parler de noyaux larvaires (gros noyaux) et de noyaux imaginaires (petits noyaux) ; les gros noyaux ayant au moins pour quelques-uns une origine analogue aux derniers : ils proviennent des *myoblastes*.

Nous avons vu les noyaux fonctionnels des muscles larvaires subir une concentration chromatique (si l'on peut employer ce terme pour désigner une diminution de volume parallèlement à une augmentation de colorabilité) malgré cela ils conservent une taille plus grande que celle des noyaux myoblastiques récemment fixés ou

entourant les muscles : ceux-ci subissent également une réduction du même genre. Les uns et les autres gardent pendant tout l'hivernage leur nouvelle physionomie ; au moment de la nymphose, de profondes modifications vont s'effectuer pour donner les muscles de la nymphe et de l'imago.

Les muscles pendant la nymphose

Plusieurs cas sont à considérer. Certains muscles de nouvelle formation ; muscles des appendices par exemple, sont formés uniquement par des myoblastes qui se fusionnent, s'allongent en fibres, les noyaux primitifs se divisant d'abord par mitoses, puis dans le muscle nouvellement formé par amitose ou par bourgeonnement.

Muscles vibrateurs ou muscles du vol

Ces muscles peuvent être considérés comme des formations nouvelles ; il existe en effet rien d'équivalent chez les larves :

Placés dans la région thoracique ces muscles utilisent (pour les muscles vibrateurs longitudinaux) les muscles intersegmentaires dorsaux de la région correspondante de la larve : ceux-ci vont évoluer d'une façon spéciale, indépendante des autres muscles placés postérieurement.

Jusqu'à l'hivernage et pendant toute cette période, rien ne distingue ces muscles des autres muscles larvaires. L'afflux des myoblastes en plus grand nombre au moment du filage du cocon, indique seulement que cette région sera le siège de transformations importantes.

Ch. PÉREZ (1910), a montré que chez les *Muscides*, les muscles vibrateurs avaient pour origine un groupe de muscles larvaires qui par une série de modifications, donnaient les grosses masses des muscles du vol.

Il en est de même chez *Phlanthus* et *Cerkeris*.

Au moment où la pronymphe s'allonge, les noyaux de ces muscles se gonflent, le protoplasme environnant devient légèrement basophile, la striation du muscle disparaît progressivement ; des divisions amitotiques s'effectuent, autour de chaque noyau s'individualise une portion de cytoplasme et le muscle finit par être découpé en une série d'énergides ayant pour centre un noyau (fig. 57 et 58, pl. 4).

On peut rapprocher ce phénomène de celui décrit par FEYTAUD (1912) au sujet de l'histolyse des muscles du vol chez le *Termite lucifuge*. La figure (I, pl. XII) du travail de cet auteur, rappelle les différentes phases de transformation que pour notre part nous avons trouvé chez *Philanthus* et *Cerцерis*.

Pendant cette désorganisation du muscle, les myoblastes avoisinants non encore incorporés à la fibre, se sont isolés plus fortement de celle-ci.

Augmentés de nouveaux éléments de même nature, ils entourent les cellules provenant du muscle larvaire désagrégé (anciens myoblastes) se faufilent entre elles et il devient bientôt impossible de reconnaître les myoblastes nouveaux des anciens (fig. 58, pl. 4).

Parmi ces cellules, beaucoup se divisent par mitose et l'ensemble prend l'aspect d'un fuseau par suite du plus grand nombre de divisions dans la région centrale.

Bientôt, au milieu de ces cellules éparses, des masses nouvelles vont se former, résultat de la fusion de certaines cellules. Isolées les unes des autres, elles vont former la trame des futurs muscles du vol ; autour d'elles, les myoblastes se divisent activement.

Les masses nouvelles, agglomérées en syncytium, possèdent des noyaux qui s'allongent et se divisent par amitose, les phénomènes reproduisent exactement ceux décrits dans les muscles des *Guêpes* (Ch. PÉREZ, 1912), mais chez les *Sphégiens* les noyaux qui s'allongent et se divisent par étranglement, proviennent aussi bien des noyaux primitifs du muscle larvaire que des myoblastes nouvellement arrivés ; il est vrai que l'on peut considérer les noyaux des muscles larvaires comme ayant tous une origine myoblastique.

Ces masses syncytiales s'allongent et grossissent progressivement ; autour d'elles, les myoblastes continuent à se diviser en même temps qu'un certain nombre d'entre eux se fusionne à la masse centrale dans laquelle leurs noyaux grossissent, s'allongent, prennent l'aspect des noyaux qui s'y trouvent déjà et se divisent par amitose.

Nous retrouvons ici chez les *Guêpes* prédatrices les mêmes aspects que Ch. PÉREZ (1910) a indiqués chez les *Muscides*, mais dans ces masses syncytiales il n'est pas possible de reconnaître l'origine des différents noyaux ; une fois incorporés à la masse, tous les noyaux prennent la même forme et prolifèrent de la même façon.

Puisant dans le sang les substances nécessaires à son accroissement, le cytoplasme syncytial s'accroît considérablement, l'apport des myoblastes continue pendant une grande partie de la vie nymphale et c'est seulement au moment de la formation de la cuticule imaginale que les muscles vibrateurs ont acquis leur structure caractéristique ; il ne reste alors plus de myoblastes autour d'eux.

Les phagocytes ne jouent pas dans toute cette série de phénomènes un rôle très actif. On les trouve au début de la désagrégation des muscles larvaires ou pendant toute la durée de celle-ci ils absorbent les débris de cytoplasme non incorporés aux éléments pourvus d'un noyau musculaire. Ils sont à ce moment peu nombreux.

Ils continuent à se montrer au milieu des groupes de myoblastes près des masses musculaires en formation dans lesquelles il n'est pas rare de rencontrer des traces de chromatolyse de certains noyaux ; les débris ainsi formés sont rejetés, phagocytés et il y a formation de *sphères de granules* (fig. 58, pl. 4).

Cette action phagocytaire est plus intense à l'extrémité des muscles où les cellules tendineuses sont souvent déchiquetées et leurs débris absorbés (fig. 56, pl. 4).

Muscles abdominaux

De même que pour les muscles thoraciques, ces muscles reçoivent au moment du filage du cocon, un apport de myoblastes, mais l'activité de ceux-ci est plus lente (fig. 55, pl. 4) ; on peut pourtant rencontrer près des anciens noyaux des amas de petits noyaux analogues à ceux signalés par Ch. PÉREZ, chez *Polistes* (1912) et provenant de la division des *myoblastes* récents. Par la suite, ces *myoblastes* s'incorporent aux muscles qui conservent pendant longtemps jusqu'à la nymphose, leur striation caractéristique. Les mitoses sont plus rares que dans les muscles du thorax, il existe également des divisions amitotiques : les noyaux s'allongent dans le sens des fibres, celles-ci par la suite, s'isolent les unes des autres et donnent une série de muscles où les noyaux occupent une position centrale (fig. 51, pl. 3).

La région avoisinant les tendons et les cellules tendineuses larvaires, disparaissent par phagocytose. De nombreux leucocytes s'y rencontrent, désagrégeant le muscle, englobant les fragments et prenant ainsi l'aspect de *sphères de granules*.

Muscles de l'intestin

La musculature intestinale est constituée par des fibres striées, se croisant à angle droit et formant chez les larves un quadrillage régulier.

Ces fibres portent de distance en distance des noyaux isolés de taille à peu près identiques ($7\ \mu$). Mêlées à ce grillage musculaire, de fibres longitudinales externes et de fibres circulaires internes, se trouve annexée une trame irrégulière de grosses cellules : les *cellules trachéolaires* dont les ramifications nombreuses pénètrent sous la basale épithéliale entre les fibres musculaires.

Quand l'intestin moyen se vide, les fibres musculaires intestinales offrent des modifications identiques à celles des principaux muscles du corps ; les noyaux se divisent par amitose en même temps que de nombreux *myoblastes* se groupent tout le long de l'intestin et viennent s'accoler aux fibres. Vers la valvule antérieure en particulier, ces *myoblastes* sont très nombreux et très faciles à repérer. L'hivernage est également pour ces muscles une période de repos.

Au printemps l'activité cellulaire reprend ; les noyaux se divisent amitotiquement pendant que de nouveaux *myoblastes* viennent se joindre à eux ; on trouve également un certain nombre de noyaux qui dégèrent et leurs débris sont phagocytés.

Les portions nouvelles du tube digestif qui se forment à la nymphose : jabot et valvule antérieure, sont par la suite doublés de muscles ayant pour unique origine les *myoblastes*.

Conclusions

Les muscles des nymphes et des imagos sont constitués en grande partie par les muscles larvaires plus ou moins remaniés. Au début de la nymphose, certains des muscles larvaires en particulier ceux placés dans la région thoracique, sont dissociés par leurs propres noyaux qui les découpent en fragments pour la plupart nucléés. Ce phénomène peut être assimilé à une véritable *autophagocytose*. Les nouveaux éléments ainsi formés, se groupent de nouveau et donnent des masses constituant la charpente des futurs muscles vibrateurs. A cette charpente, vient s'ajouter l'action

des *myoblastes* qui se divisent activement par caryocinèse, et se fusionnent progressivement aux muscles en formation.

Pour la plupart des autres muscles, l'apport de *myoblastes* complète également, mais avec moins d'intensité, les noyaux existants, les fibres se séparent les unes des autres pendant que les noyaux s'allongent et se divisent par amitose.

Les muscles des appendices ont pour unique origine les *myoblastes* qui se fusionnent entre eux et se fixent en certains points sur l'épithélium.

L'action des leucocytes se restreint à la phagocytose de certaines portions cytoplasmiques non entraînées par les noyaux, à l'absorption des débris de chromatolyse que l'on rencontre un peu partout dans les muscles en néoformation et à la destruction de la région avoisinant les cellules tendineuses.

LES ŒNOCYTES

Historique

Les *œnocytes* des *Insectes* ont été observés en tant qu'éléments particuliers, pour la première fois par WIELOWIEJSKI (1886). Ils ont été par la suite retrouvés chez tous les *Insectes*.

Chez les larves de *Lasius flavus* étudiées par KARAWAIEW (1898), cet auteur les a désignées sous le nom de cellules glandulaires ; ces cellules subissent une dégénérescence avec chromatolyse pendant la métamorphose.

ANGLAS (1900), les signale chez l'*Abeille*, où ils sont disposés dans l'abdomen mêlés aux cellules adipeuses ; augmentant de taille avec l'âge, ils doivent sécréter des ferments qui peut-être, aident à la nutrition générale ou à la lyocytose des tissus.

BERLESE (1900-1901), étudiant un certain nombre d'*Insectes*, signale les *œnocytes* et leur attribue un rôle excréteur. Dans certains cas où les tubes de Malpighi larvaires disparaissent, ils seraient capables de suppléer à la fonction de ceux-ci avant l'apparition des tubes de Malpighi imaginaires. Chez les *Tenthredinés* (*Hylotoma rosæ*) il y a disparition des *œnocytes* après le filage du cocon. Parfois les *œnocytes* larvaires persistent jusqu'à l'éclosion de l'imago.

Chez les Fourmis étudiées par BERLESE : *Tapinoma erraticum*, *Pheidole pallidula*, il existe des œnocytes larvaires groupés sur les flancs des six premiers segments abdominaux. A la nymphose on rencontre de nombreux œnocytes libres provenant certainement de la prolifération des premiers. Capables de mouvements amiboïdes, ils circulent à travers le corps. Ce serait là, d'après BERLESE, les grands phagocytes de KARAWAIEV. Dans la suite de son travail, l'auteur confond les cellules à urates avec les œnocytes, en particulier chez *Cynips tozæ* et chez *Polistes gallica*.

KOSCHEVNIKOFF (1900), indique la persistance des œnocytes larvaires chez l'Abeille jusqu'à la nymphe. De nouveaux œnocytes prennent naissance par prolifération de certains éléments hypodermiques qui émigrent ensuite dans la cavité générale.

Ch. PÉREZ (1900) étudiant la *Fourmi rousse*, signale chez les larves des œnocytes larvaires groupés près des muscles dorso-ventraux ; à la nymphose ils donnent par bourgonnement d'autres éléments : les œnocytes nymphaux qui passent sans grandes modifications à l'adulte.

RÖSSIG (1904) observe chez *Rhodites rosæ* L. la formation de groupes d'œnocytes imaginaires par prolifération de l'hypoderme de la face ventrale des segments abdominaux.

SEMICHON (1906) les rencontre épars dans le tissu adipeux des larves de *Mellifères* solitaires.

Chez *Polistes gallica*, d'après Ch. PÉREZ (1912), les œnocytes larvaires sont épars dans le tissu adipeux mêlés aux cellules à urates et aux cellules adipeuses ; les œnocytes imaginaires naissent par un foisonnement de l'hypoderme.

Physiologie des œnocytes

Le rôle physiologique des œnocytes n'est pas élucidé d'une façon certaine. Pour certains auteurs ce sont des organes excréteurs ; telle est l'opinion de KOSCHEVNIKOV (1900), BERLESE (1899-1902), SEMICHON (1906), WEISSENBERG (1907), HOLMGREN (1909), RÖSSIG (1909), POISSON (1924) ; pour d'autres, comme KOWALEVSKY (1889), ANGLAS (1901), HUFNAGEL (1918), ils représenteraient des cellules glandulaires.

GLASER (1912), leur attribue un rôle d'organes producteurs d'oxydases favorisant les échanges d'O entre les tissus et le sang.

POUR HOLLANDE (1914), les œnocytes des Insectes sont des éléments formateurs de cire, il les appelle cérédocytes, ils joueraient le rôle d'éléments de réserve.

Observations personnelles

J'ai étudié les œnocytes des larves d'*Ammophila sabulosa* L., de *Philanthus triangulum* F., *Cerceris arenaria* L., *Cerceris rybyensis* L., *Bembex rostrata* L., *Crabro alpinus* IMHOFF.

Chez toutes ces larves les œnocytes sont disposés de la même façon, ils offrent des caractères morphologiques semblables, seule la taille est différente suivant les espèces.

Ce sont des éléments d'assez grandes dimensions, mesurant 45 μ chez les larves de *Philanthus*, 55 μ chez les *Cerceris*. Ils sont caractérisés par leur noyau sphérique à chromatine formant un réseau sur lequel se trouvent des granulations assez espacées ; il y a toujours un nucléole, le cytoplasme fortement acidophile est souvent creusé de vacuoles.

Ces caractères leur sont communs avec ceux des œnocytes des autres Insectes. Leur position dans le corps des larves des *Sphégiens* éloignent ceux-ci des *Guêpes sociales*, ainsi que des *Mellifères* déjà étudiés et les rapprochent des *Cynipides* et des *Formicides*.

En effet, tandis que les larves des *Vespa* et des *Mellifères* possèdent des œnocytes isolés dans le tissu adipeux, et s'intercalant irrégulièrement aux cellules adipeuses et aux cellules à urates, chez les *Sphégiens* indiqués ci-dessus, ils forment sept groupes disposés par paire dans chacun des segments correspondant à la région qui donnera par la suite l'abdomen de la nymphe et de l'imago.

Sur des coupes transversales, ils se présentent sous la forme de massifs composés d'un certain nombre d'éléments (fig. 42 et 43, pl. 3), (une dizaine par coupe), serrés les uns contre les autres (la fixation sépare quelquefois les différents œnocytes, mais le parallélisme des faces en regard indique qu'à l'état normal, ces parties s'appliquent l'une contre l'autre), les cellules centrales sont polyédriques et leurs faces sont planes, celles placées à la périphérie du massif ont leurs parties libres arrondies.

Les coupes longitudinales nous montrent ces massifs longeant les muscles dorso-ventraux, formant ainsi des guirlandes doubles dans chaque segment larvaire.

Facilement reconnaissables même chez les larves jeunes, grâce à leurs caractères spéciaux, ils occupent les emplacements indiqués ci-dessus et gardent le même aspect pendant la vie larvaire.

Leur nombre reste invariable jusqu'à la nymphose, leur taille s'accroît à mesure que la larve grandit.

Leur taille chez les larves jeunes de *Philanthus* est de 10 à 12 μ avec un noyau de 5 μ , ceux des larves âgées mesurent 45 μ et leur noyau 20 μ .

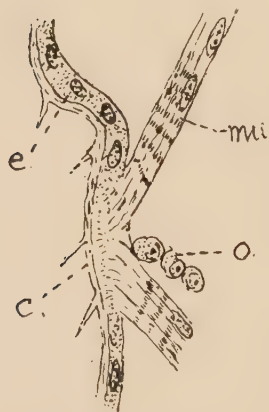


FIG. XXVIII. — Formation des œnocytoïdes : o, larve âgée ; mi, muscles ; e, épithélium externe ; c, chitine.

J'ai suivi la destinée des œnocytes larvaires de *Philanthus triangulum* et de *Cerceris arenaria*. Au moment de la nymphose, comme chez la plupart des Insectes déjà étudiés, il se forme de nouveaux éléments : les œnocytes imaginaires.

Nous avons vu, dans le bref historique résumant les travaux effectués sur les œnocytes des Insectes, les œnocytes imaginaires se former de deux façons bien différentes : 1° les œnocytes imaginaires dérivent des œnocytes larvaires par bourgeonnement de ceux-ci ; 2° les œnocytes imaginaires dérivent de l'hypoderme par prolifération de certaines cellules, les nouvelles cellules perforant la basale et tombent dans la cavité générale.

Dans une larve de *Philanthus* filant son cocon, par conséquent arrivée à son terme ultime de développement, on trouve, entre les insertions musculaires des régions latéro-ventrales près des points où viennent se fixer les muscles obliques dorso-ventraux, des cellules (fig. xxvii) légèrement éosinophiles à noyau, rappelant celui des œnocytoïdes. Je n'ai pu voir de quelle façon se divisent ces éléments : mitose ou amitose. En tous cas, il se forme des massifs dont les cellules extrêmes se détachent, formant de nouveaux œnocytoïdes.

A ces éléments viennent s'ajouter des formations nouvelles provenant de la division de certaines cellules épithéliales.

En certains points de l'hypoderme, particulièrement la région ventrale et sur le milieu des segments, j'ai trouvé des groupes de cellules qui s'isolent rapidement des cellules voisines. Jusqu'à l'hi-

vernage leur développement est lent, leur taille est à peine supérieure à celle des cellules hypodermiques qui les entourent (fig. 40 et 41, pl. 3).

Au printemps, quand les tissus entrent en activité, ces cellules grossissent, se détachent du groupe une à une et, crevant la basale, se mettent en rapport avec la cavité générale (fig. xxix).

Ces éléments à propriétés migratrices sont les *œnocytes* imaginaires, ils vont s'insinuer entre les différents organes, s'intercaler entre les cellules adipeuses, pénétrer dans toutes les parties du corps jusque dans la tête et le thorax, en particulier chez *Philanthus*.

Les groupes d'œnocytes larvaires persistent intacts jusqu'à la fin de l'hivernage où ils offrent sensiblement les mêmes caractères morphologiques ; à ce stade les groupes sont plus compacts.

A la fin de l'hivernage, les cellules tassées les unes contre les autres ne semblent pas être tout d'abord influencées par les transformations qui s'effectuent autour d'elles, le noyau a gardé son aspect granuleux avec son fin réseau, le protoplasme est encore fortement acidophile.

Bientôt, et cela pour quelques cellules extérieures, on voit la chromatine nucléaire se condenser (fig. 44, pl. 3) en grains dont la taille et la colorabilité s'accroissent de plus en plus, des phagocytes se rapprochent et se mettent en contact avec eux, le cytoplasme diminue progressivement et, sans que j'ai pu suivre le phénomène jusqu'au bout, les cellules disparaissent ; dans tous les cas, j'ai constaté une dégénérescence avec chromatolyse.

Quoi qu'il en soit, chez les nymphes de *Philanthus*, les groupes

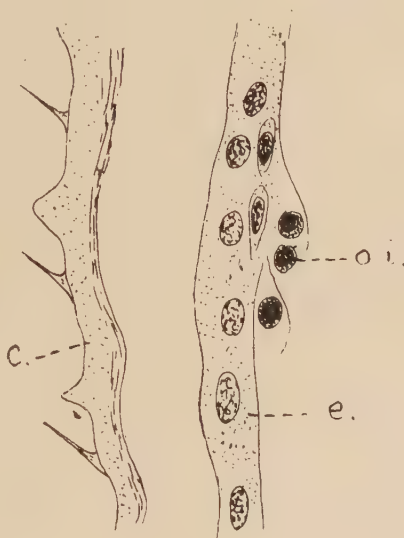


FIG. XXIX. — Formation des œnocytes imaginaires par bourgeonnement de l'épithélium. Pronympe au printemps ; c, chitine ; e, épithélium externe.

d'œnocytes larvaires avec leurs dispositions primitives persistent, mais le nombre des cellules qui les constituent a diminué.

Ces œnocytes passent sans modifications apparentes à l'imago (fig. 45, pl. 3) et l'on trouve dans l'abdomen de celui-ci des massifs cellulaires, rappelant ceux trouvés chez la larve, mais dont le cytoplasme, ainsi que le noyau s'est réduit ; leur taille est variable, tout comme les œnocytes de nouvelle formation (*imaginaux*) elle croît légèrement avec l'âge de l'insecte adulte.

Les œnocytes de *Cerceris arenaria* vont évoluer différemment ; les œnocytes larvaires ont la même disposition et la même structure que ceux de *Philanthus* ; ils persistent intacts jusqu'à la formation de la nymphe, mais à ce moment leur évolution va se poursuivre d'une façon différente de celle des œnocytes de *Philanthus*.

Comme chez *Philanthus*, on assiste chez *Cerceris* au moment de la nymphose, à la formation d'éléments nouveaux : les *œnocytes imaginaux*.

Chez les pronymphes après l'hivernage, en certains points de l'épithélium externe homologues de ceux indiqués chez *Philanthus* en particulier vers les saillies des segments, j'ai trouvé des groupes de cellules identiques à celles que j'ai décrites chez *Philanthus*. S'accroissant, elles font saillie, dans la cavité du corps, perforent la basale et pénètrent dans la cavité générale.

Formant des massifs plus ou moins importants de cellules dont quelques-unes peuvent se diviser par mitose, ces œnocytes imaginaux restent tout d'abord à peu de distance du point où ils ont pris naissance (fig. 46 et 47, pl. 3) (fig. 35, pl. 2).

Cette prolifération des œnocytes est analogue à celle indiquée par Ch. PÉREZ (1912), chez *Polistes*.

Bientôt quelques cellules se séparent des autres, elles montrent par leur forme plus ou moins allongée, des aptitudes migratrices ; leur noyau à réseau dense, leur cytoplasme éosinophile les ferait prendre pour des myoblastes si leur taille n'était pas plus grande et leur forme plus arrondie (fig. 59, pl. 4).

Par la suite, chez les nymphes, tous les œnocytes des massifs se dispersent et, cheminant à travers les cellules adipeuses qui se sont séparées les unes des autres, elles vont se fixer près de celles-ci (fig. 30 et 31, pl. 2).

Pendant ce temps, les œnocytes larvaires vont évoluer à leur

tour, les cellules s'isolent les unes des autres, la dislocation commence par les cellules externes et se continue par la région centrale ; chez une nymphe venant de se former, on peut encore reconnaître dans chaque segment abdominal, des œnocytes dont quelques-uns encore groupés, représentent les œnocytes larvaires.

Leur taille se réduit pendant que celle des œnocytes imaginaires augmente et chez les nymphes âgées où la pigmentation commence à apparaître, les œnocytes précédents se sont dispersés entre les cellules du tissu adipeux et il n'est plus possible de reconnaître ce qui appartient aux œnocytes larvaires et aux œnocytes imaginaires.

Conclusions

Les œnocytes que l'on trouve chez les imagos de *Philanthus* et de *Cerceris*, représentent à la fois les *œnocytes larvaires* et les *œnocytes imaginaires*.

Les œnocytes larvaires persistent en partie chez l'imago : quelques-uns disparaissent par chromatolyse et dégénérescence, peut-être aussi par phagocytose, ceux restant se retrouvent groupés comme chez les larves dans l'abdomen des imagos de *Philanthus*, dispersés et mélangés aux œnocytes imaginaires chez *Cerceris*.

Dans les deux cas, les œnocytes imaginaires ont pour origine certaines cellules épithéliales qui, à certaines périodes de l'existence de l'individu : fin de la vie larvaire, début de la nymphose, se divisent et donnent soit des cellules isolées (cas de *Philanthus*), soit des groupes d'œnocytes qui se dispersent par la suite et viennent s'incorporer au tissu adipeux nymphal et imaginal.

Enfin, chez *Philanthus*, les œnocytoïdes de la larve sont susceptibles de donner des œnocytes imaginaires.

Physiologie

Les essais tentés en vue d'étudier la physiologie des œnocytes ne m'ont pas donné de résultats positifs ; les injections de rouge neutre ou de bleu de méthylène faites dans le corps des larves, ont toutes abouti à la mort rapide de celles-ci.

TISSU ADIPEUX

Historique

Le *tissu adipeux* souvent désigné sous le nom de tissu de réserve, a été trouvé chez tous les Insectes. Il est particulièrement développé chez les larves. De nombreux travaux ont été publiés sur sa morphologie et sa transformation.

C'est FABRE (1856-1863) qui le premier a constaté dans le tissu adipeux des *Hyménoptères* deux séries de cellules à fonctions bien différentes (ce qui n'est pas le cas général), les unes, cellules de réserve ou cellules adipeuses, les autres cellules excrétrices ou cellules à urates.

Les urates apparaissent peu après leur naissance pour les larves carnassières (larves de *Fouisseurs*, *Vespides*, *Chrysides*, *Ichneumons* et *Chalcidiens*) les larves phytophages n'en ayant pas pendant leur période d'activité.

MARCHAL P. (1889), décrit les granulations uriques contenues dans les cellules à urates, granulations qui se développent chez les *Sphégiens* dans des vésicules intracellulaires.

KARAWAIEV (1898), indique chez *Lasius flavus*, la phagocytose des cellules adipeuses par de grands phagocytes dans lesquels il n'a pas reconnu les cellules à urates.

TERRE (1900), décrit le tissu adipeux de l'*Abeille*, il y note dans les cellules l'apparition de vacuoles contenant des inclusions grasses. Puis au moment du filage du cocon, les cellules se séparent, s'isolent, leur membrane se rompt et les inclusions, ainsi que le noyau baignent dans une bouillie qui servira d'aliments aux organes. Il n'y a pas action des phagocytes.

ANGLAS (1900) étudiant la *Guêpe* et l'*Abeille*, observe de grandes vacuoles dans les cellules adipeuses ; le noyau à structure peu nette est irrégulier « il est capable de se diviser mais il ne semble pas que la division du protoplasme s'en suive ». Cette division directe du noyau indiquerait une dégénérescence de la cellule. Autour des cellules excrétrices (les cellules à urates), les cellules adipeuses sont en mauvais état et dégèrent, dissoutes par lyocytose (action à distance des substances sécrétées par les cellules excrétrices).

Plus tard, le contenu des cellules intactes subit une transformation, il se fragmente et donne des granules sphériques qui déforment le noyau à leur contact.

Quant aux cellules à urates, ce sont les sœurs des cellules adipeuses, elles contiennent des granulations très nombreuses. Leur noyau est de forme régulière. En plus de leur fonction excrétrice, elles secrètent une substance capable de digérer partiellement et à distance les cellules adipeuses.

KOSCHEWNIKOW (1900), observant les cellules adipeuses de l'*Abeille*, leur trouve vacuoles et noyau ; quand la larve est mûre, les vacuoles contiennent des grains sphériques de taille différente qui, après rupture de la membrane cellulaire, flottent dans le sang.

L'irrégularité de la forme que prend le noyau à ce moment, indique une dégénérescence.

BERLESE (1901), étudiant le corps adipeux de quelques *Hyménoptères*, le trouve semblable à celui de l'*Abeille* dans lequel les cellules apparaissent de bonne heure avec des inclusions de matières grasses ; par la suite, des albuminoïdes se déposent dans les vacuoles et cela, surtout chez la larve operculée. Le noyau d'abord sphérique, devient irrégulier. Quant à l'éclatement de la membrane, BERLESE l'attribue à un défaut de technique. Ch. PÉREZ (1902), soutiendra la même opinion.

Quant aux cellules à urates d'après BERLESE, elles fonctionneraient tardivement, au moment où la larve ne mange plus.

SEMICHON (1906), après un examen détaillé des diverses inclusions du tissu adipeux des *Mellifères solitaires*, indique l'ordre suivant pour la formation des réserves : la graisse, puis les globes acidophiles apparaissent de bonne heure, très petits d'abord, plus gros ensuite, enserrés par un cytoplasme basophile dont la basophilie disparaît progressivement quand le globe grossit et devient métachromatique ; il étudie également les modifications de forme et de structure du noyau dont l'activité particulière se traduit par une disparition progressive des nucléoles.

Les granulations uriques apparaissent très vite dans les cellules à urates des larves de *Mellifères* comme chez les larves des *Sphégiens*, ce dépôt se continue pendant toute la vie larvaire.

Ce même auteur a également étudié les cellules adipeuses des *Odynères* (1931) qu'il trouve à peu près semblables à celles des *Guêpes*.

Ch. PÉREZ (1912), montre chez *Polistes*, l'accumulation de la graisse dans les cellules au début de la vie larvaire ; les cellules grandissent sans que leur nombre augmente et si l'on trouve un double noyau dans une cellule, ce n'est pas l'indice d'une division. Les granules albuminoïdes se déposent, prenant la place de la graisse, la forme du noyau se modifie, ainsi que sa structure. Les inclusions sont de taille et de coloration différentes.

Les nymphes montrent une dissociation du corps gras débutant dans la région antérieure du corps ; les cellules s'arrondissent et deviennent flottantes dans le sang. La digestion des substances de réserve commence, la densité du sang augmente. A ce stade, les cellules sont très fragiles, elles éclatent facilement, d'où les erreurs fréquentes commises par les observateurs.

Par la suite, les cellules adipeuses peuvent avoir une évolution différente. 1° Elles peuvent être détruites brutalement par les phagocytes ; 2° Cette destruction peut s'opérer plus lentement : la structure de la cellule adipeuse se modifie, son volume diminue et comme dans le premier cas, elle devient la proie des phagocytes ; enfin, quelques-unes d'entre elles persistent chez la nymphe, elles donneront le corps gras imaginal.

Observations personnelles

Le tissu de réserve improprement appelé tissu adipeux, présente chez les larves des *Sphégiens* étudiés, de très grandes analogies.

Mes recherches ont porté sur les larves des espèces suivantes : *Philanthus triangulum* F., *Cerceris arenaria* L., pendant leur développement larvaire, ainsi que sur les nymphes et les imagos des mêmes espèces, sur les larves d'*Ammophila sabulosa* L., de *Bembex rostrata* L., de *Trypoxylon figulus* L., de *Crabro* (*Thyreopus*) *alpinus* IMHOFF.

Dans les larves de toutes les espèces précédentes, le tissu de réserve occupe dans le corps une situation semblable au tissu adipeux des larves de *Polistes* et de *Vespa* étudiées par Ch. PÉREZ (1912) et des larves d'*Odynères*, par SEMICHON (1931).

Il est constitué par des nappes de cellules disposées en deux zones : l'une superficielle placée immédiatement sous l'hypoderme forme le tissu de réserve externe, l'autre plus profonde, placée dans

la région entourant le tube digestif dont les cellules sont disposées en couches plus épaisses : le tissu de réserve profond.

Ces deux zones sont séparées l'une de l'autre par les muscles intersegmentaires dans les régions latérales et ventrales, les nappes des cellules péricardiques et certains muscles longitudinaux dans la région dorsale.

Dans la zone interne ce tissu comprend deux sortes de cellules nettement distinctes l'une de l'autre, même dans les larves jeunes : ce sont les *cellules adipeuses* et les *cellules à urates*, intimement mêlées les unes aux autres, les premières beaucoup plus nombreuses que les secondes, se présentent sous une forme arrondie dans leur région libre, aplaties plus ou moins fortement vers leurs faces en contact.

La zone externe est composée presque exclusivement de *cellules adipeuses*. Dans quelques larves, j'ai trouvé quelques cellules à urates dans la zone externe.

Les cellules adipeuses, de même que les cellules à urates, ne se multiplient pas pendant la vie larvaire. De 10 μ à la naissance (fig. 18, pl. 2) elles se confondent facilement avec les cellules des autres tissus qui se trouvent près d'elles ; elles ne tardent pas à s'en différencier par l'apparition des inclusions au sein de leur protoplasme.

Les inclusions grasses apparaissent de bonne heure ; chez les très jeunes larves qui commencent à se nourrir, ces inclusions sont très nettement décelables par les fixateurs à base d'acide osmique qui les colorent fortement en noir et elles laissent leurs traces sur les coupes de larves fixées aux liquides non osmiqués sous forme de vacuoles plus ou moins grandes au milieu du cytoplasme (fig. 17, 19, pl. 2). Ces inclusions sont plus fines et plus nombreuses dans la nappe interne.

La graisse apparaît presque simultanément dans les deux nappes adipeuses avec une légère avance pour la nappe interne, les globules graisseux croissent en volume et en nombre, en corrélation avec la taille des cellules qui les contiennent, le maximum étant atteint peu de temps avant le filage du cocon au moment où la larve a terminé la consommation de ses proies.

Cette graisse est rapidement remplacée en particulier dans la nappe interne, par des granulations albuminoïdes relativement fines, dont la taille augmente par la suite. Autour du noyau le cyto-

plasme devient légèrement basophile, des granulations apparaissent uniformément teintées en rose par l'éosine (hémalun-éosine) quelques-unes d'entre elles sont basophiles (fig. 25, pl. 2).

Chez une larve d'âge moyen, le tissu interne est parsemé de nombreuses granulations albuminoïdes quand il n'en existe encore aucune dans la nappe externe (fig. 23 et 24, pl. 2).

La plus grande partie de ces inclusions apparaît surtout au moment du filage du cocon et de la chute de l'épithélium de l'intestin moyen.

Pendant ce laps de temps relativement court, les inclusions albuminoïdes : éosinophiles et aurantiophiles ont remplacé presque complètement les inclusions grasses; quelques-unes de celles-ci persistent néanmoins sous forme de petits globules.

Les larves de *Philanthus*, *Cerceris*, *Ammophila*, *Crabro* et *Bembex*, présentent dans leurs cellules adipeuses des inclusions offrant entre elles de grandes ressemblances; les masses albuminoïdes (fig. 26, 27, pl. 2) ont la même allure: arrondies, de diamètre variable pour une même cellule, colorées soit par l'éosine seule, soit par l'éosine et l'aurantia ou par l'aurantia seulement.

A cette coloration que l'on peut qualifier de massive (elle existe en effet jusqu'au centre des globes coupés) vient se surajouter une coloration plus diffuse, presque toujours superficielle, n'occupant parfois qu'une partie de l'enveloppe de la sphère constituée par le globe acidophile: c'est une croûte basophile formée des granulations très fines, plus ou moins serrées, colorables à l'hématoxyline et dont l'ensemble se présente dans un globe sous la forme de masses plus ou moins foncées, rappelant assez bien un réseau nucléaire.

Quant au noyau de la cellule adipeuse, il se présente (fig. 17, 18, 19, pl. 2) chez les larves jeunes sous la forme d'une sphère placée au centre de la cellule, une membrane nucléaire et souvent séparée de celle-ci par un petit espace vide dû certainement à l'action des fixateurs, baignant dans un suc nucléaire légèrement basophile, de la chromatine en granules très fins, au milieu desquels on distingue les masses plus importantes des nucléoles.

La forme du noyau reste sensiblement la même jusqu'au filage du cocon au moment où se forment tous les globules albuminoïdes en remplacement de la graisse; à mesure que ces globules apparaissent et surtout au moment où les grosses inclusions se différencient dans les mailles cytoplasmiques, le noyau s'aplatit, se

déforme, comprimé par ces inclusions qui l'entourent. Il se présente en coupe sous la forme d'un filament plus ou moins élargi, toujours sinueux, ses sinuosités épousant la forme des globes (fig. 27, pl. 2).

La chromatine est plus nette et se colore fortement, les masses nucléolaires se sont réduites en nombre et en volume, il en existe encore un ou deux granules.

Ces différentes transformations rappellent les phénomènes décrits par SEMICHON (1906), pour les larves des *Mellifères solitaires*, où les granules albuminoïdes apparaissent de bonne heure et sont complètement formés au moment de la nymphe.

La structure des inclusions est identique à celles de *Polistes gallica* (Ch. PÉREZ, 1912) et des *Odynères* (SEMICHON, 1931).

Ces globules albuminoïdes comme les cellules qui les renferment, ont des dimensions différentes suivant les espèces citées précédemment.

Examinés au moment où les pronymphes se préparent à l'hivernage, les granules albuminoïdes offrent leur maximum de complexité. Les cellules adipeuses de *Cerceris arenaria* ont environ 90 μ de diamètre (fig. 27, pl. 2). Les inclusions albuminoïdes se présentent sous deux aspects différents : les unes fines, placées autour du noyau, de 4 à 10 μ sont formées d'une masse centrale peu colorable ou légèrement colorée par l'éosine ; les plus grosses inclusions sont plutôt périphériques, elles peuvent atteindre 25 μ , ce sont elles qui présentent un noyau acidophile et une croûte basophile. Il existe encore quelques globules graisseux dispersés.

Chez *Philanthus triangulum* l'ensemble du tissu se présente comme chez *Cerceris arenaria* ; les cellules adipeuses peuvent atteindre 80 μ de diamètre (fig. 26, pl. 2), leurs inclusions sont plus fines et beaucoup plus régulières, elles atteignent 20 μ , leurs caractères sont légèrement différents dans les deux nappes adipeuses ; dans la zone interne les granules sont plus basophiles et leur croûte plus épaisse. Dans les mailles cytoplasmiques, entre les grosses inclusions, existent quelques fines granulations, ainsi que quelques globules graisseux.

Les larves de *Bembex* possèdent des cellules adipeuses d'environ 80 μ , les inclusions qu'elles contiennent sont relativement grosses (40 μ) et peu nombreuses.

Les cellules à urates (fig. 21, pl. 2) intercalées entre les cellules

adipeuses de la nappe interne sont beaucoup moins nombreuses que ces dernières ; elles fonctionnent de bonne heure et tranchent nettement dans les larves vivantes, par la coloration d'un blanc crayeux que leur donne les inclusions d'urates contenues dans leur protoplasme, sur les cellules adipeuses qui les entourent. Sur les coupes, on les reconnaît à leur coloration plus claire, à leurs vacuoles de mêmes dimensions ; elles offrent suivant les préparations des aspects assez variables allant du gris clair au bleu foncé ; SEMICHON (1906), a montré que ces différences provenaient de l'action plus ou moins prolongée de liquides déshydratants : alcool en particulier.

La taille des cellules à urates s'accroît comme celle des cellules voisines ; elle atteint son maximum au moment où la larve file son cocon ; elle peut alors atteindre 80 μ (fig. 22, pl. 2). Quelques larves possèdent des cellules à urates de taille supérieure aux cellules adipeuses ; tel est le cas des *Bembex*, où elles atteignent 130 μ .

A ce moment, les urates bourrent la cellule d'inclusions sphériques serrées les unes contre les autres et séparées entre elles par de minces trabécules cytoplasmiques.

Le noyau placé au centre de la cellule présente chez les larves jeunes une chromaticité analogue à celle des cellules avoisinantes ; on y trouve des granulations fines et serrées et des nucléoles. Par la suite, sa taille s'accroît en même temps que celle de la cellule ; chez les larves âgées l'ensemble du noyau est plus clair et se distingue des noyaux des cellules adipeuses, la chromatine est éparse sous forme de petites granulations, le nucléole est bien apparent.

Tout en gardant sa forme massive il présente chez les larves âgées de petites échancrures périphériques dans lesquelles se mourent les granules d'urates.

Ces cellules à urates sont surtout placées dans les régions moyenne et postérieure du corps de la larve et presque toutes dans les nappes adipeuses internes ; très rarement on en trouve éparées dans les nappes externes.

L'évolution ultérieure des cellules adipeuses va se présenter à nous sous trois formes différentes analogues à celles décrites par Ch. PÉREZ (1912) chez *Polistes*, mais avec des degrés variables suivant les larves examinées.

La destruction brutale par phagocytose est assez rare ; avant l'hivernage, il m'est arrivé de trouver, dans la région postérieure d'une larve de *Philanthus* filant son cocon, près du cœur, toute une

série de cellules adipeuses phagocytées par les leucocytes ; ceux-ci avaient perforé la membrane, pénétré à l'intérieur et englobé la plupart des inclusions albuminoïdes dont la coloration plus rosée se différenciail de celle des inclusions des cellules non attaquées.

Le plus souvent cette action est moins rapide. A la fin de la vie larvaire, avant l'hivernage, dans les régions où certains muscles imaginiaux vont se former (thorax et abdomen) les cellules adipeuses, en particulier celles de l'extrémité des nappes du tissu externe, perdent progressivement leurs inclusions abuminoïdes dont la coloration s'atténue, puis finalement disparaît ; dans les vacuoles il n'y a plus que la graisse ; le noyau a pris une forme étoilée, a condensé sa chromatine en grosses granulations irrégulières. On peut trouver autour de ces cellules (fig. 28, pl. 2) à des stades plus ou moins avancés de régression, des leucocytes accolés à la membrane, mais ceux-ci ne renferment pas d'inclusions colorables : leur action phagocytaire doit être peu sensible.

Après l'hivernage, au moment de la nymphose, les cellules adipeuses deviennent libres, se séparent les unes des autres, surtout dans la région antérieure du corps, il n'est pas rare de trouver des cellules adipeuses qui se présentent sous l'aspect décrit précédemment (fig. 28, pl. 2) leur taille se réduit progressivement, leurs inclusions disparaissent, sans que leur membrane soit perforée par les phagocytes qui d'ailleurs se rencontrent rarement à proximité.

D'autres, beaucoup plus rares, subissent l'action directe des phagocytes et les différentes phases que l'on peut rencontrer, ont été bien décrites par Ch. PÉREZ (1912), dans son travail sur *Polistes*.

La plupart des cellules adipeuses régressent, soit qu'elles se trouvent laminées par les organes néo-formés : celles de la tête et du thorax par exemple, soit qu'elles soient destinées à constituer le corps gras imaginal de l'abdomen ; leur taille se réduit fortement.

Devenues libres à la nymphose, on les trouve dans toutes les parties du corps, même dans les appendices où elles peuvent persister pendant une partie de la vie imaginale.

Leurs inclusions éprouvent en même temps qu'une réduction de taille, une modification de structure ; la coloration aurantiophile ou éosinophile, s'accroît pendant la nymphose, la croûte basophile disparaît progressivement, d'abord rongée irrégulièrement, elle n'offre plus qu'un ensemble de granules dispersés sans ordre

qui finissent eux-mêmes par disparaître. Les petites inclusions basophiles persistent plus longtemps (fig. 30, pl. 2).

En même temps que les albuminoïdes disparaissent, on constate l'extension des inclusions grasses ; chez la nymphe âgée prête à se transformer en imago, les cellules adipeuses n'ont plus que des granulations aurantiophiles de taille réduite (fig. 31, p. 2), les vacuoles voisines contiennent des graisses. Le noyau a de nouveau pris une forme arrondie, les cellules se sont rapprochées pour reconstituer les nappes adipeuses dans lesquelles les limites cellulaires ne sont plus aussi nettes que chez les larves.

On reconnaît encore les deux zones indiquées chez les larves, la nappe externe est composée des cellules adipeuses persistantes de la larve et des œnocytes imaginaires qui s'intercalent entre elles (fig. 31, pl. 2) la nappe interne nous montre les cellules adipeuses entre lesquelles se trouvent quelques cellules à urates.

Celles-ci en effet persistent chez les nymphes jusqu'à l'imago, les granulations uriques primitivement sphériques prennent chez les nymphes âgées la forme de sphéro cristaux, modification de structure et peut-être symptômes de désagrégation.

On sait que les urates sont rejetées par l'imago à sa naissance, sous forme de granules blanchâtres.

Malgré cela, les cellules à urates contiennent chez l'imago et pendant les premiers temps de sa vie active, des concrétions uriques qui disparaissent progressivement par la suite.

Conclusions

Le tissu adipeux des larves d'*Hyménoptères Fouisseurs (Sphégiens)* comprend des éléments analogues à ceux indiqués par les auteurs chez les autres *Hyménoptères* déjà étudiés : *cellules adipeuses* et *cellules à urates*.

Les premières accumulent dans leur cytoplasme pendant la vie larvaire, des inclusions grasses d'abord, albuminoïdes ensuite ; au moment de la nymphose les cellules qui, chez les larves, forment des nappes relativement massives, deviennent libres. Ainsi que l'a constaté Ch. PÉREZ chez *Polistes* (1912), trois destinées peuvent s'offrir à elles : les unes vont être désagrégées et leurs débris phagocytés par les leucocytes ; quelques autres montrent des signes non équivoques

de dégénérescence, leurs inclusions disparaissent, certainement digérées, et leur noyau se chromatolyse ; les dernières, dans lesquelles les inclusions diminuent de volume en même temps que leur composition chimique change, ainsi que le montre la variation de leur colorabilité passent à la nymphe, puis à l'imago, constituant le corps gras imaginal, où elles se montrent avec une taille sensiblement réduite (30 μ).

Les cellules à urates se rencontrent dans la région abdominale de la nymphe et après avoir éliminé la plus grande partie de leurs inclusions, passent à l'imago où par régression lente, elles disparaîtront.

Résumé et conclusions générales

Je me suis efforcé d'établir, dans cette étude sur le développement post embryonnaire de *Philanthus triangulum* et *Cerceris arenaria* les transformations de certains organes pendant la vie larvaire et au moment de la métamorphose, les relations entre les tissus et organes larvaires et ceux qui pouvaient être considérés comme leurs homologues chez l'imago.

Les dernières recherches sur les métamorphoses : celles de Ch. PÉREZ (1910-1912), de POYARKOFF (1910), d'HUFNAGEL (1918), portant respectivement sur les *Diptères*, *Hyménoptères*, *Coléoptères* et *Lépidoptères*, ainsi que les travaux de TCHANG YUNG TAÏ (1929), ont permis d'étendre les constatations des premiers auteurs sur la présence dans les tissus larvaires de formations spéciales désignées par eux sous le nom de *disques inginaux* ou *histoblastes* qui, par leur multiplication, donneront les organes de l'imago.

Après avoir décrit les différents organes, leurs caractères histologiques, j'ai montré au cours de la vie larvaire, la multiplication des cellules constituant les histoblastes et dans certains cas, l'accroissement des tissus larvaires par l'apport de nouvelles cellules provenant de ces multiplications.

L'épithélium de l'intestin moyen persiste jusqu'à la métamorphose au moins pour la majeure partie de ses constituants : il n'y a pas, au moment des mues, chute totale de cet épithélium, phénomène décrit chez les Lépidoptères par VERNON (1905) et TCHANG YUNG TAÏ (1929) ; j'ai seulement constaté des chutes partielles de l'épithélium fonctionnel, la division des cellules de remplacement,

l'infiltration des nouvelles cellules obtenues entre les anciennes, infiltration qui contribue, avec l'augmentation de taille des cellules, à accroître la surface de l'épithélium pendant la vie larvaire.

Les histoblastes musculaires sont spéciaux : ils sont extérieurs aux muscles et comme tels, se rapprochent de ceux décrits par PÉREZ (1910) chez les Muscides ; on les trouve dans toutes les larves : ce sont les *myoblastes* que certains auteurs avaient déjà décrits sous le nom de *cellules séléniformes*.

Parfois les cellules ont la même valeur histologique ; c'est le cas pour le tissu adipeux, les tubes de Malpighi et la région sécrétrice des tubes séricigènes. Le premier va subsister en partie, mais profondément modifié ; les autres, tubes de Malpighi et tubes séricigènes, vont dégénérer et disparaître..

La disparition partielle ou totale de ces organes marque un stade particulier que j'ai désigné sous le nom de *pronymphe*.

Dans la première partie de ce travail où j'ai établi le cycle évolutif complet de *Philanthus triangulum* F., j'ai montré, en particulier, la présence d'un stade pronymphal dans lequel le développement marque un arrêt de longue durée ; les caractères extérieurs sont très voisins de ceux des larves ; tous les observateurs qui ont décrit des formes semblables leur ont donné le nom de larves hivernantes.

Par contre, la morphologie interne, étudiée en détail, nous offre des caractères bien différents.

Les cellules adipeuses sont gonflées de granulations albuminoïdes basophiles et éosinophiles de grande taille, la graisse a presque totalement disparu.

Toutes les autres cellules de l'organisme ont subi une condensation nucléaire, une sorte de *dédifférenciation*.

Les appendices et organes nymphaux ont amorcé leur développement, en particulier les antennes, les yeux, les membres et les ailes.

Les plus grandes modifications proviennent de l'intestin moyen : celui-ci s'est considérablement réduit en diamètre, la majeure partie de son épithélium a été rejetée, il n'en reste plus que quelques cellules éparses représentées par de petits noyaux, fortement chromatiques, entourés d'une mince couche cytoplasmique. En certains points la basale seule sépare le liquide éosinophile placé dans la cavité intestinale de la musculature environnante.

Des organes larvaires : les tubes de Malpighi et les glandes séricigènes ont presque totalement disparu par dégénérescence, on peut encore reconnaître, de loin en loin, ce qu'il en reste. Au début de l'intestin postérieur, de nouveaux tubes de Malpighi : les tubes imaginaux ont commencé leur développement à partir d'un anneau imaginal.

C'est à ce stade de pronymphé que s'effectue la diapause que j'attribue à une déshydratation brutale au moment du rejet du sac noir.

La nymphose reprend au printemps par une activité générale et intense de tous les tissus. Ainsi que l'a fait remarquer Ch. PÉREZ (1910) l'histogenèse commence avant l'histolyse.

Les divisions intéressent les cellules qualifiées d'histoblastes, mais parfois les cellules ayant fonctionné comme cellules larvaires, en particulier pour l'épithélium externe.

Mêlées aux mitoses normales, on remarque quelques anomalies déjà signalées dans beaucoup de tissus en division active — au cours des métamorphoses en particulier — même dans les tissus embryonnaires (H. DE WINIWARTER, 1931).

Y a-t-il rejet de chromatine par le noyau, une épuration de celui-ci qui reprend ensuite une activité normale, ou nous trouvons-nous en présence d'une chromatolyse complète? Il m'a semblé que chez les Insectes étudiés, les phénomènes ont beaucoup d'analogie avec ceux signalés par DE WINIWARTER (1931) ; les boules de dégénérescence se formeraient dans certaines cellules par suite de la condensation anormale de la chromatine à un stade correspondant à la mitose des autres cellules ; en un mot ces chromatolyses seraient des mitoses anormales. Les fragments ainsi formés sont rejetés au dehors des tissus et les phagocytes, après s'en être emparés, les digèrent.

Le rôle de ces derniers éléments est secondaire tout au moins en ce qui concerne les phénomènes décelables au microscope. Je n'ai trouvé dans les tissus des larves de Prédateurs aucune preuve de l'attaque directe des tissus intacts par les phagocytes, ceux-ci, sauf pour quelques cellules adipeuses, ont toujours manifesté leur action après une désorganisation préalable, une dégénérescence plus ou moins accentuée.

Pour TCHANG YUNG TAÏ (1929) les multiplications cellulaires sont en rapport avec la mue qui ne serait qu'une manifestation

extérieure de cette activité interne ; ayant édifié une théorie des métamorphoses : celle de « l'activité périodique », basée sur ses observations, le même auteur ajoute que « le développement post-embryonnaire de tous les insectes serait marqué par une série de périodes d'activité cellulaire coïncidant avec les mues », la métamorphose s'effectuant au moment où l'activité atteint son maximum.

Pendant la vie larvaire des *Hyménoptères* que j'ai étudiée, j'ai trouvé des divisions dans l'épithélium externe, dans les disques imaginaires des appendices, dans les nids des cellules de remplacement de l'intestin moyen, en certains points de l'intestin postérieur. J'ai montré la division amitotique des noyaux et l'apport de myoblastes aux muscles, j'ai trouvé également des divisions dans les ganglions nerveux et dans les massifs génitaux.

La coïncidence entre ces divisions et les mues est loin d'être parfaite (au moins chez les larves étudiées) l'épithélium intestinal ne disparaît pas à chaque mue de l'épithélium externe ; par contre, au moment du rejet du sac noir, il n'y a aucune mue externe ; celle-ci ne s'effectue que 8 à 11 mois après, quand la nymphe se forme. On pourra objecter que la diapause modifie profondément le rythme normal, il n'en est pas moins vrai qu'après l'hivernage, un nouvel épithélium se forme dans l'intestin moyen en même temps que la cuticule larvaire (pronymphale) se desquame.

Par la suite, chez la nymphe, il se produit dans tous les tissus des remaniements continuels dans lesquels il est extrêmement difficile de reconnaître des chutes totales. Ce n'est que chez l'imago que les mues épithéliales de l'intestin moyen se renouvellent sans qu'il y ait pour cela renouvellement de la cuticule externe.

Sans nier certains rapports de continuité entre les deux phases, larvaire et nymphale, on peut constater que les mêmes éléments désignés sous le nom d'*histoblastes* sont capables de donner dans l'un ou l'autre cas des cellules à caractères dissemblables. Ainsi que l'a montré Ch. PÉREZ dans ses différents travaux sur les *Fourmis*, les *Guêpes* et les *Mouches*, les dimensions des cellules constituant les organes homologues de la larve et de l'imago sont bien différentes. Il en est de même chez les *Prédateurs* où la taille des cellules de la larve est toujours plus grande que celle des cellules correspondantes de l'imago (fig. xxx).

Pendant toute la vie larvaire, les cellules fonctionnant comme

histoblastes donnent des éléments dont la taille va en augmentant à mesure que croît l'âge de la larve : le maximum est atteint au moment où celle-ci cesse de s'alimenter.

A la nymphose, ces *histoblastes* vont se multiplier de façon plus active, les éléments formés remplacent les cellules larvaires dont la plupart disparaissent, les nouvelles cellules nymphales et imaginaires ainsi formées s'accroissent sans atteindre le volume des cellules larvaires.

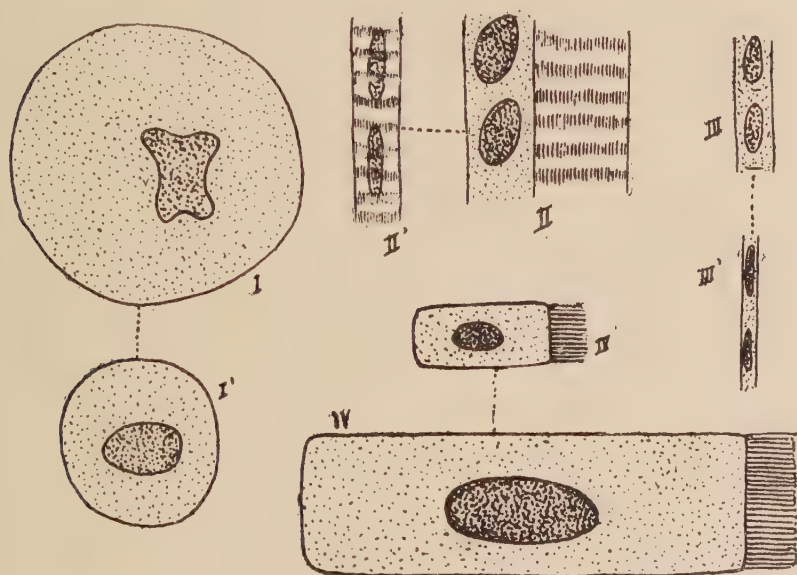


FIG. XXX. — Tableau indiquant les tailles comparées des cellules correspondantes de la larve et de l'imago. L'accentuation porte sur les éléments imaginaires : I, cellule adipeuse ; II, muscle ; III, épithélium externe ; IV, épithélium de l'intestin moyen.

Ainsi donc, chez les larves, les *histoblastes* jouent un rôle d'apport, par les cellules nouvelles qui s'intercalent aux anciennes et accroissent la taille des organes ; au moment de la formation des nymphes, ces *histoblastes* ont plutôt un rôle de remplacement : la plupart des cellules des tissus larvaires disparaissent plus ou moins brutalement, les nouvelles cellules prenant leur place.

Le passage de la forme « cellule larvaire » à la forme « cellule imaginaire » s'effectue brusquement au moment de la nymphose,

les cellules données par les histoblastes à partir de ce moment, ont une taille réduite et cela jusqu'à la fin de la vie.

Le stade nymphal pourrait être, par ce fait même, sans préjuger de son origine, assimilé à une modification brusque qui apparaît dans le développement de certains Insectes ; l'étude histologique montre que cette nymphe dont la forme extérieure est bien définie, est un être dont les tissus sont le siège d'énergiques transformations.

DEUXIÈME THÈSE



Propositions données par la Faculté

Conditions et manifestations diverses de la
régénération.

Vu et approuvé :

Paris, le 29 Octobre 1934

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Ch. MAURAIN.

Vu et Permis d'Imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- 1886 ANDRÉ (Ed). — Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie. — *Les Sphégiens* III.
- 1898 ANGLAS (J.) — Sur l'histolyse et l'histogenèse du tube digestif des Hyménoptères pendant la métamorphose. — *C. R. Soc. Biologie*, déc. 1898.
- 1900 — Observations sur les métamorphoses internes de la guêpe et de l'Abeille. — *Thèse Sci.* 1900.
- 1902 — Nouvelles observations sur les métamorphoses internes. — *Arch. d'Anat. Micros.*, Vol. v, 1902.
- 1902 — Les phénomènes des métamorphoses internes. — *Scientia*, 1902.
- 1904 — Du rôle des trachées dans la métamorphose des insectes. — *C. R. Soc. Biol.*, Vol. LVI, 1904.
- 1904 — Rapports du développement de l'appareil trachéen et des métamorphoses. — *C. R. Acad. Sci.*, Paris, Vol. 138, 1904.
- 1891 BATAILLON (E.) — Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des batraciens anoures. — *Ann. de l'Univ. de Lyon*, Tome II, 1^{er} fascicule.
- 1893 — La métamorphose du ver à soie et le déterminisme évolutif. — *Bull. Scient. France et Belg.* Vol. xxv, 1893.
- 1929 BAUDOT (E). — *Cælocrabo Walkeri*. SCH. — Prédateur de divers Ephéméroptères. — *Bull. Soc. Zool. France*, 1929.
- 1925-1928 BERLAND (L.) — Hyménoptères vespiformes I et II. — *Faune de France fasc.* 10 et 19, 1925-1928.
- 1899-1901 BERLESE (Ant.) — Ossevizioni su fenomeni avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. — *Revista Pat. Veget.*, Anno 8-9-10 1899-1901.
- 1900 — Interno alle modificazioni di alcuni tessuti durante la ninfosi della *Calliphora erythrocephala*. — *Bull. Soc. Entom. ital.*, Anno 32, 1900.
- 1900 — Considerazioni sulla fagocitozi degli Insetti metabolici. — *Zool. Anz* xxiii, 1900).
- 1901 — Vorgänge welche während d. Nymphosis d. metabolischen Insecten vorkommen. — *Zool., Anz* xxiv, 1901.
- 1909 — Gli Insetti.
- 1922-1923 BISHOP (G.-H.) — Cele metabolism in the insect Fat-Body. — *Journal of morphology-Philadelphia*, 1922 et 1923.
- 1905 BORDAGE (C.) — Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération chez divers Arthropodes. — *Bull. Biol. France et Belgique*, Tome xxxix, 1905.
- 1894 BORDAS. — Appareil glandulaire des Hyménoptères. — *Thèse*, Paris 1894.
- 1900 BOUVIER (E.-L.) — Les variations des habitudes chez les *Philanthes*. — *C. R. Soc. Biol.*, Paris, 1900.
- 1900 — Les habitudes des *Bembex*. Monographie biologique. — *L'année psychologique*, 1900,

- 1904 — Travail sur les *Philanthes*. — Rapports scientifiques sur les travaux entrepris en 1904 au moyen de subventions de la Caisse des Recherches scientifiques.
- 1928 BROCHER (F.) — Observations et réflexions d'un naturaliste dans la campagne. Genève, 1928.
- 1898 BRUYNES (de) — Cité par PÉREZ, 1902.
- 1875 CHUN. — Cité par PÉREZ, 1902.
- 1918 FRE CLAUDE-JOSEPH. — Recherches biologiques sur les Prédateurs du Chili. — *Annales Sci. Nat. Zool.*, t. XXI, 1918.
- 1932 COUSIN (G.) — Etude expérimentale de la diapause des Insectes. — *Thèse*, Paris, 1932.
- 1891 CUÉNOT. — Etude sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. — *Arch. Zool. expérim. et génér.*, 1891.
- 1904 DEGENER (P.) — Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Teil. I, *Cybister roeseli* Curtis. — *Zool. Jahrb. Anat.*, Bd 20, 1904.
- 1908 — Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Teil II, *Malacosoma castrensis* L. — *Zool. Jahrb. Anat.* Bd 26, 1908.
- 1909 — Die Metamorphose der Insekten. — *Leipzig und Berlin*, 1909.
- 1926 DELMAS (R.) — Notes sur la biologie de *Pristiphora conjugata* DAHLBOM — *Bull. Scient. de France et de Belgique*, 1926.
- 1924 DESCY (A.) — Recherches sur la sexualité et l'instinct chez les Hyménoptères. — *Bull. Scient. de France et de Belgique*, 1924.
- 1841 DUFOUR (L.) — Observations sur les métamorphoses du *Cerceris bupresticida* et sur l'industrie et l'instinct entomologique de cet Hyménoptère. — *Ann. Sci. natur. Zool.* xv, 1841.
- 1856 FABRE (J.-H.) — Etude sur l'instinct et les métamorphoses des Spéchiens. (*Sphex flavipennis*). — *Ann. Sci. natur. Zool.*, 1856.
- 1864 — Etudes sur le rôle du tissu adipeux dans la sécrétion urinaire des Insectes. — *Ann. des Sci. nat. Zoologie*, 1864.
- 1886 — Souvenirs entomologiques, 3^e série, 1886.
- 1891 — Souvenirs entomologiques, 4^e série, 1891.
- 1911 FERTON (C.) — Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. — *Ann. Société entom. de France*, LXXX, 1911.
- 1912 FEYTAUD (J.) — Contribution à l'étude du Terme lucifuge. — *Thèse*, Paris, 1912.
- 1886 FRENZEL. — Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. — *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd xxvi, 1886.
- 1876 GANIN. — Citations dans Viallanes (1882) et PÉREZ (1910).
- 1900 GIARD. — Sur le déterminisme de la métamorphose. — *C. R. Soc. Biol.*, 1900.
- 1890 GILSON. — La soie et les appareils séricigènes. Lépidoptères. — *La cellule*, 1890.
- 1878 GIRARD (M.) — Quelques excursions entomologiques sur les dunes normandes. — *Ann. Soc. Entom. France*, 1878.
- 1891 GRABER. — Ueber die Embryonale Aulage des Blut und Fettgewebes der Insekten. — *Biol. Centralblatt*, xi, 1891.
- 1912 GLASER (R.-W.) — A contribution to our knowledge of the fonction of the oenocytes of insects. — *Biological Bulletin*, 1912.
- 1926 GRANDI (G.) — Contributi alla conoscenza della biologia e della morfologia degli Imenotteri melliferi e predatori. — *Bol. d. Lab. di Entom. del R. Ist. Sup. Agr. di Bologna*, Vol. xix, 1926.

- 1928 — Contributi alla conoscenza biologica e morfologica degli Imenotteri melleferi et predatori. — *Bol. del Labor. di Entom. del R. Ist. Sup. Agr. di Bologna*, 1928.
- 1900 HENNEGUY (F.) — Le corps adipeux des *Muscides* pendant la métamorphose. — *C. R. Acad. des Sci.*, Paris, 1900.
- 1904 — Les Insectes, Paris : Masson.
- 1895 HEYMONS (R.) — Die enbrionalent en wickelung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Benicksichtigung der Keimblätterbildung. — *Monographisch bearbeitet*, Iéna, 1895.
- 1904 HIRSCHLER (J.) — Weitere Regenerationsstudien an Lepidopterenpuppen. — (Regeneration des vorderen Körperendes). — *Anat. Anz* Bd xxv, 1904
- 1911 HOLLANDE (A.-Ch.) — Etude histologique comparée du sang des Insectes à hémorrhée et des Insectes sans hémorrhée. — *Arch. Zool. expérim. et génér.*, 5^e série, t. vi, 1911.
- 1914 — Formations endogènes des cristalloïdes albuminoïdes et des urates des cellules adipeuses des chenilles de *Vanessa Io* et *Vanessa Urticae*. — *Arch. de Zool. expérim. et génér.*, t. LIII, 1914.
- 1914 — Les cérédocytes ou œnocytes des Insectes considérés au point de vue biochimique. — *Arch. d'Anat. micros.*, 1914.
- 1896 HOLMGREEN (E.) — Die haarbildenden Hautdivisen der Kaupen. (*Ent. Tidskrift*, 1896.
- 1918 HUFNAGEL (A.) — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère : *Hyponomeuta padella* L. — *Arch. de Zool. expérim* 1918.
- 1898-1907 JANET (Ch.) — Etudes sur les Fourmis.
- 1920 JORDAN (H.) — Studies on striped muscles structure (Wasp.), etc... — *Anat. Record*, xix, 1920.
- 1898 KARAWAIEW (W.) — Die nachembrionale Entwicklung von *Lasius flavus* — *Zeitschr. f. w. Zool.*, Bd ix, 1898.
- 1908 KOLLMANN (Max.) — Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. — Paris, *Thèse*, 1908.
- 1885 KOROTNEFF (A.) — Cité par Anglas.
- 1892 — Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. — *Biol. Centralblatt*, Bd xii, 1892.
- 1900 KOSCHEVNIKOFF. — Über den Fettkörper und die Oenocyten der Honigbiene (*Apis mellifica*). — *Zool. Anat.*, Bd. xxiii, 1900.
- 1887 KOWALEWSKY (A.) — Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. — *Zeishr. f. w. Zool.* Bd xlv, 1887.
- 1875-1878 KUNCKEL D'HERCULAIS (J.) — Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. — *Thèse*, Paris, 1878.
- 1799 LATREILLE. — Mémoires sur un Insecte qui nourrit ses petits d'Abeilles. — *Bull. Société Philom.*, 1799.
- 1802 — Histoire naturelle des Fourmis et Mémoires. — Paris, 1802.
- 1802 — Annales du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.
- 1841-1845 LEPELETIER-SAINT-FARGEAU. — Histoire naturelle des Insectes Hyménoptères, Paris.
- 1867 LUCAS (H.) — Quelques remarques sur le *Philanthus apivorus* Hyménoptère fouisseur. — *Ann. Soc. Entom. France*, 1867.
- 1887 MARCHAL (P.) — Etude sur l'instinct du *Cerceris ornata*. — *Arch. Zool. expérim.*, 2^e série v, 1877.
- 1889 — Contribution à l'étude de la désassimilation de l'azote. L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. — *Mém. Soc. Zool. France*, 1889.
- 1893 — Remarques sur les *Bembex*, — *Ann. Soc. Entom. France*, 1893.

- 1927 MELLOR (J.-E.-M.) — Notes on certain Hymenoptera a Coleopterous and two Dipterous Parasites, 1926-1927. — *Bull. Soc. Entom. Egypte*, 1927.
- 1906 MERCIER (M.-L.) — Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des Batraciens Anoures et des Insectes. — *Thèse*, Nancy, 1906.
- 1892 METCHNIKOFF (E.) Leçons sur la pathologie comparée de l'Inflammation. — *Ann. de l'Inst. Pasteur*, Paris, 1892.
- 1893 NICOLAS (M.) — Le « *Sphex splendidulus* » da Costa. — *Bull. Assoc. Franç. p. l'avanc. des Sci.*, 1893.
- 1898 PACKARD. — Cité par PÉREZ, 1902.
- 1919 PAILLOT (A.) — Cytologie du sang des chenilles des Macrolépidoptères. — *C. R. Ac. Sci.*, t. 169, 1919.
- 1880 PÉREZ (J.) — Sur les mœurs de *Philanthus apivorus*. — *P. V. Soc. Linn. de Bordeaux*, xxxiv.
- 1902 PÉREZ (Ch.) — Contribution à l'étude des métamorphoses. — *Thèse*, Paris, 1902.
- 1910 — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg). — *Arch. de Zool. expér. et gén.*, 1910.
- 1912 — Observations sur l'histolyse et l'histogenèse dans la métamorphose des Vespides (*Polistes gallica*). — *Mém. Acad. roy. de Belgique, Classe d. Sci.*, 1912.
- 1917 PIC (M.) — Notes hyménoptérologiques. — *L'Echange*, 1917.
- 1903 PICARD (P.) — Notes sur l'instinct du Philanthe apivore. — *Feuille des Jeunes natur.* 34, 1903.
- 1933 — Les phénomènes sociaux chez les animaux, Paris 1933.
- 1910 POYARKOFF (E.) — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère. (*LaGalérue de l'Orme*). — *Arch. d'Anat. Microsc.*, Vol. XIII, Thèse 1910.
- 1924 POISSON (R.) — Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. — *Bull. biol. de France et Belgique*, 1924.
- 1909 POPOVICI-BAZDOSANU. — Etude biologique comparée sur quelques espèces d'osmies. — *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 1909, N° 1.
- 1911 — Contribution à l'étude biologique des Sphégiens. (*Trypoxylon* et *Psenulus*). — *Archives de Zool. expér. et génér.* Notes et Revue 1911, N° 3.
- 1904 PRENANT (A.), P. BOUIN et L. MAILLARD. — Traité d'histologie 1. — Paris 1904
- 1923 RABAUD (Et.) — L'instinct. — *Annales de la Société royale de Belgique*.
- 1926 — Tropismes et comportement. — *Revue philosophique*.
- 1927 — Les rassemblements des mâles d'Halictes. — *Bull. Biol. de France et Belgique*, 1927.
- 1919 — Eléments de biologie générale.
- 1885 REES (J.-Van). — Over de postembryonale ontwikkeling van *Musca vomitoria* (Maanblad voor Natuurwetenschappen XII, 1885).
- 1888 Beitrage zur Kenntniss der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. — *Zool. Jahrb. Anat.*, Bd 3, 1888.
- 1896 RENGEL (C.) — Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. — *Zeitschr. für w. Zool.* Bd LXII, 1896.
- 1904 ROSSIG (H.) Cité par Pérez (1912).
- 1917 ROTH (P.) — Notes sur l'instinct et les mœurs du *Philanthus Abdelkader*. — *Bull. Soc. d'Hist. nat. de l'Afrique du Nord*, 1917.
- 1922 ROUBAUD (E.) — Le sommeil d'hiver préimaginal. — *Bull. biol. France et Belgique*, 1922.
- 1912-1913 SCHRODER (Ch.) — Handbuch der Entomologie. — *Iena*, 1912-1913.

- 1906 SEMICHON (L.) — Recherches morphologiques et biologiques sur quelques Mellifères solitaires. — *Thèse*, Paris, 1906.
- 1931 — Observations sur les larves d'Odynères (Hyménoptères). — *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 1931.
- 1899 SEURAT. — Contribution à l'étude des Hyménoptères entomophages. — *Thèse*, Paris, 1899.
- 1836 SCHUCKARD (W.-E.) — A few observations upon the habits of the indigenous Aculeate Hymenoptera. — *Trans. Entom. Soc. London*, 1, 1836.
- 1859 SIRODOT. — Recherches sur les sécrétions chez les Insectes. — *Thèse*, Paris, 1859.
- 1900 SUPINO (Félice). — Osservazioni sopra fenomeni che avvengono durante lo sviluppo postembrionale della *Calliphora erythrocephala*. — *Bol. Soc. Entom. ital.*, 1900.
- 1929 TCHANG YUNG TAI. — Recherches sur l'histogénèse et l'histophysiologie de l'épithélium de l'intestin moyen chez un Lépidoptère (*Galleria melonella* L.) — *Bull. biol. de France et Belg.*, Supp. XII, 1929.
- 1899 TERRE (L.) — Contribution à l'étude de l'histolyse et de l'histogénèse du tissu musculaire chez l'Abeille. — *C. R. Soc. Biol.*, 1899.
- 1930 THOMAS (A.) — Etude d'un processus néoplasique chez *Nereis diversicolor*. — *Arch. d'Anat. micros.*, 1930.
- 1882-1890 TICHOMIROV. — Cité par ANGAS.
- 1930 TIMON-DAVID. — Recherches sur les matières grasses des Insectes. — *Thèse*, Paris, 1930.
- 1902 VANEY (C.) — Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. — *Ann. Univers. de Lyon*, 1902.
- 1932 VANDEL (A.) — Le sexe des parasites dépend-il du nombre d'individus renfermés dans le même hôte ? — *Soc. Entom. de France*, Livre du Centenaire.
- 1891 VERHOEFF (C.) — Biologische Aphorismen über einige Hymenopteren, Dipteren und Coleopteren. — *Verh. d. nat. Ver. preuss Rheinlande*, Bonn XLVIII, 1891.
- 1898 VERNON. — Cité par PÉREZ, 1902.
- 1905 VERNON (E.) — Zur Entwicklung des Darmkanals bei *Bombyx mori*. — *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd LXXXII, 1905.
- EPAE VERGNE (M.) — Note sur *Thyreopus alpinus* IMHOFF. Sphégide prédateur de Diptères. — *Bul. Soc. Entom. de France*, 1931.
- 1931 — Sur la nidification de *Philanthus triangulum* F. — *Bul. Soc. Entom. de France*, 1931.
- 1882 VIALLANES (H.) — Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement post-embryonnaire de ces animaux. — *Ann. Sci. nat. Zool.* (6) t. IV, 1882.
- 1864 WEISSMANN (A.) — Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. — *Zeit. f. w. Zool.*, Bd 14, 1864.
- 1907 WEISSENBERG (R.) — Cité par PÉREZ, 1912.
- 1886 WIELOWIEJSKI (R.-R.-v.) — Über das Blutgewebe der Insecten. — *Zeit. f. w. Zool.*, Bd 43.
- 1930 WIGGLESWORTH. — The formation of the peritrophic membrane in Insects with special references to the larve of Mosquitoes. — *Quart. Journ. Microsc. Sci.*, 1930.
- 1932 — On the fonction of the so-called « Rectal glands » of Insects. — *Quart. Journ. Microsc. Sc.*, 1932.
- 1931 WINIARTER (H. de). — Plages de pycnose chez l'embryon. — *C. R. Soc. Biol.*, 1931.

EXPLICATION DES PLANCHES

Les dessins faits à la chambre claire sont tous à la même échelle. Le grossissement est de 630.

PLANCHE 1

- FIG. 1. — Epithélium de l'intestin moyen d'une très jeune larve : *ce*, cellules épithéliales ; *cr*, cellules de remplacement.
- FIG. 2. — Epithélium de l'intestin moyen d'une larve d'âge moyen : *ce*, cellules épithéliales ; *cr*, cellules de remplacement ; *b*, bordure en brosse ; *p*, péritrophique.
- FIG. 3. — Epithélium de l'intestin moyen d'une larve âgée : *cr*, cellules de remplacement ; *n*, noyau ; *v*, vacuoles ; *b*, bordure en brosse ; *p*, péritrophiques.
- FIG. 4. — Epithélium de l'intestin moyen d'une larve prête à filer : *cr*, cellules de remplacement commençant à s'étaler sur la basale ; *v*, vacuoles ; *m*, musculature.
- FIG. 5. — Epithélium de l'intestin moyen d'une larve filant : *n*, nucléoles modifiés.
- FIG. 6, 7, 8, 9. — Larve se vidant. Epithélium à différents points : *li*, lumière intestinale ; *m*, musculature ; *cr*, cellules de remplacement ; *nh*, noyaux hypertrophiés ; *cc*, cellules en dégénérescence avec noyau en chromatolyse ; *p*, phagocyte.
- FIG. 10. — Intestin moyen de protonympe hivernant : *m*, musculature ; *v*, vacuoles ; *ch*, chromatolyses ; *cr*, cellules de remplacement.
- FIG. 11. — Intestin moyen de pronymphæ au printemps : formation de l'épithélium nymphal *en*.
- FIG. 12. — Epithélium de l'intestin moyen d'une nymphe : *m*, musculature ; *cr*, cellules de remplacement ; *ce*, cellules épithéliales.
- FIG. 13. — Epithélium de l'intestin postérieur (rectum) : *m*, musculature ; *ce*, cellules épithéliales ; *c*, chitine.
- Les FIG. 1 à 13 se rapportent à *Philanthus triangulum*.

PLANCHE 2

- FIG. 14. — Epithélium de l'intestin moyen de larve âgée de *Cerceris arenaria* : *m*, musculature ; *cr*, cellules de remplacement ; *bb*, bordure en brosse ;
- FIG. 15. — Epithélium de l'intestin antérieur de larve d'âge moyen de *Philanthus* : *m*, musculature ; *c*, cuticule.
- FIG. 16. — Divisions dans l'intestin postérieur. Larve jeune de *Philanthus* : *b*, basale ; *c*, cuticule.
- FIG. 17, 18. — Tissu adipeux de larve jeune de *Philanthus* : *ca*, cellules adipeuses ; *cu*, cellules à urates.
- FIG. 19. — Tissu adipeux de larve plus âgée de *Philanthus* : *v*, vacuoles contenant des inclusions grasses.
- FIG. 20. — Tissu adipeux de larve d'âge moyen de *Philanthus* : *v*, vacuoles à inclusions grasses ; *ia*, inclusions albuminoïdes qui commencent à apparaître autour du noyau.

- FIG. 21. — Cellule à urates, larve d'âge moyen de *Philanthus* : *iu*, inclusions d'urates.
- FIG. 22. — Cellule à urates, larve âgée de *Philanthus* : *iu*, inclusions d'urates.
- FIG. 23. — Cellule adipeuse de la zone externe, larve âgée de *Philanthus* : *ia*, inclusions albuminoïdes ; *ig*, inclusions grasses.
- FIG. 24. — Cellule adipeuse de la zone interne, larve âgée de *Philanthus* : *ia*, inclusions albuminoïdes ; *ig*, inclusions grasses.
- FIG. 25. — Cellule adipeuse de larve filant : *ia*, inclusions albuminoïdes.
- FIG. 26. — Cellule adipeuse de larve de *Cerceris* âgée : *ia*, inclusions albuminoïdes ; *cb*, croûte basophile ; *ce*, centre acidophile.
- FIG. 27. — Cellule adipeuse de larve de *Cerceris* ayant rejeté le sac noir.
- FIG. 28. — Cellule adipeuse en dégénérescence. Pronympe de *Cerceris*.
- FIG. 29. — Cellule adipeuse placée près de la précédente, les inclusions commencent à se digérer.
- FIG. 30. — Cellule adipeuse de nymphe de *Philanthus* avec œnocytes à proximité : *o* ; *ca*, inclusions albuminoïdes.
- FIG. 31. — Cellule adipeuse et œnocyte d'imago : *Philanthus* : *c*, cuticule externe ; *e*, épithélium externe ; *ca*, cellule adipeuse avec inclusions grasses et albuminoïdes ; *o*, œnocytes.

PLANCHE 3

- FIG. 32. — Muscle larvaire ; jeune larve de *Philanthus*.
- FIG. 33. — Muscle de la région antérieure. Apport de myoblastes : *m*, au muscle *mu*, d'une larve d'âge moyen de *Philanthus*.
- FIG. 34. — Muscle abdominal d'une pronympe de *Philanthus* au printemps : *nd*, noyau en amitose.
- FIG. 35. — Groupe d'œnocytes imaginaires près de l'épithélium : Pronympe de *Cerceris* au printemps : *o*, œnocytes ; *m*, myoblastes ; *e*, épithélium externe ; *c*, cuticule.
- FIG. 36. — Épithélium externe de jeune larve de *Philanthus*.
- FIG. 37. — Épithélium externe de pronympe de *Philanthus* hivernant : *c*, cuticule ; *e*, épines.
- FIG. 38. — Épithélium externe de pronympe de *Philanthus* au printemps : *c*, cuticule avec ses épines ; *ch*, chromatolyses ; *l*, leucocytes.
- FIG. 39. — Épithélium nymphal (*Philanthus*) : *p*, poil ; *cp*, cellule à poil ; *en*, épithélium nymphal ; *c*, cuticule nymphale.
- FIG. 40 et 41. — Épithélium externe de larve d'âge moyen (*Philanthus*) avec massifs d'œnocytoïdes sous-jacents *mo* : *c*, chitine externe ; *ee*, épithélium externe.
- FIG. 42. — Œnocytes de larve jeune (*Philanthus*).
- FIG. 43. — Œnocytes de larve âgée (*Philanthus*).
- FIG. 44. — Œnocytes larvaires dont quelques-uns en chromatolyse *ch*, chez une nymphe de *Philanthus* ; *l*, leucocyte.
- FIG. 45. — Groupe d'œnocytes larvaires ayant passé à l'imago : abdomen de *Philanthus*.
- FIG. 46. — Formation des œnocytes imaginaires : épithélium de pronympe de *Philanthus* au printemps ; *c*, cuticule externe ; *e*, épithélium ; *m*, myoblastes se groupant ; *oi*, œnocytes imaginaires encore inclus dans l'épithélium.
- FIG. 47. — Œnocytes imaginaires se formant dans l'épithélium : nymphe de *Cerceris arenaria* : *cn*, cuticule nymphale ; *oi*, œnocytes imaginaires.
- FIG. 48. — Tubes de Malpighi, larve d'âge moyen de *Philanthus* : *n*, noyau ; *b*, basale ; *bb*, plateau strié.
- FIG. 49. — Glandes séricigènes en dégénérescence. Larve de *Philanthus* venant de se vider : *nh*, noyaux hypertrophiés ; *ch*, chromatolyses ; *v*, vacuoles ; *b*, basale.

FIG. 50. — Glande séricigène ou tube de Malpighi Pronymphe de *Philanthus* hivernant ; *ch*, chromatolyses ; *b*, basale.

FIG. 51. — Sphères de granules entre les muscles de la région postérieure de l'abdomen d'une nymphe de *Philanthus* : *m*, muscles ; *ca*, cellule adipeuse ; *sg*, sphères de granules.

FIG. 52. — Tubes de Malpighi imaginaires ; pronymphe de *Philanthus* au printemps : *ma*, manchon musculaire ; *e*, division.

PLANCHE 4

FIG. 53. — Muscle larvaire, larve d'âge moyen : *n*, noyau.

FIG. 54. — Muscle avec noyaux en amitose : *n*, larve filant.

FIG. 55. — Muscle abdominal de nymphe : *n*, gros noyau en amitose ; *m*, myoblaste dont un en division.

FIG. 56. — Phagocytose des tendons musculaires, nymphe : *f*, fibres musculaires persistantes ; *sg*, sphères de granules ; *ch*, chromatolyses ; *c*, cellules tendineuses.

FIG. 57. — Muscle de la région thoracique d'une pronymphe au printemps. Début de la multiplication des noyaux qui vont découper le muscle : *p*, phagocyte ; *mi*, muscle encore intact avec sa striation.

FIG. 58. — Stade final de la désagrégation des muscles thoraciques par les anciens noyaux ; *m*, myoblaste ; *sg*, sphère de granules.

FIG. 59. — Œnocytes près d'un muscle en formation : *m*, myoblaste groupés ; *o*, œnocytes imaginaires ; *sg*, sphère de granules ; *e*, épithélium.

FIG. 60. — Épithélium des glandes séricigènes d'une jeune larve.

FIG. 61. — Épithélium des glandes séricigènes d'une larve d'âge moyen : Coupe transversale : *rf*, réseau fibrillaire.

FIG. 62. — Glandes séricigènes d'une larve âgée. Coupe transversale : *bb*, brosse ; *rf*, réseau fibrillaire.

FIG. 63. — Région des réservoirs : épithélium. Coupe longitudinale : *lr*, lumière du réservoir avec sécrétion.

FIG. 64. — Glandes séricigènes d'une larve filant. Coupe transversale : *s*, sécrétion basophile.

FIG. 65. — Tubes de Malpighi de larve d'âge moyen. Coupe transversale.

FIG. 66. — Tubes de Malpighi en dégénérescence. Pronymphe avant l'hivernage. Coupe transversale : *n*, noyau déformé ; *v*, vacuoles éosinophiles ; *l*, leucocytes.

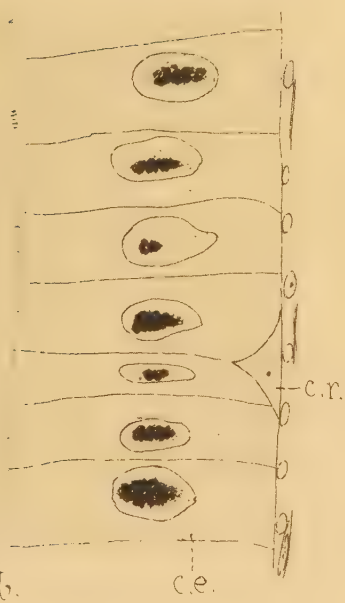
Les FIG. 53 à 66 se rapportent à *Philanthus triangulum*.

IMPRIMERIE MODERNE — CLERMONT-FERRAND



4.

2.

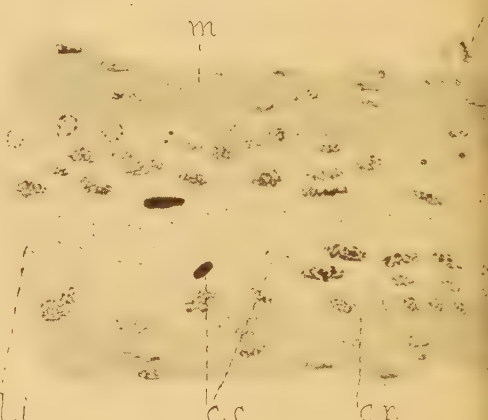
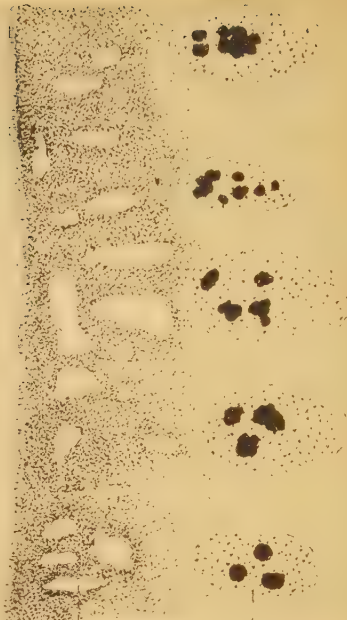


p.

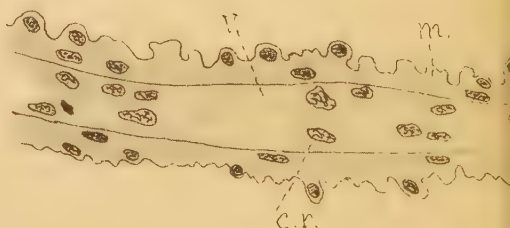
b.

v.

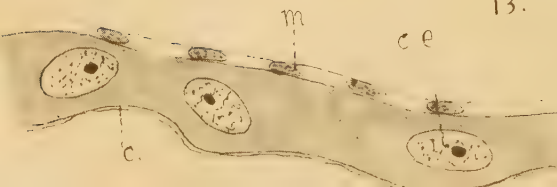
n.



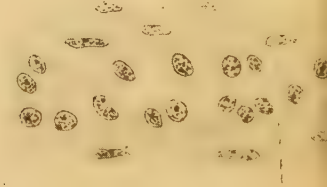
c.e. c.r. 1

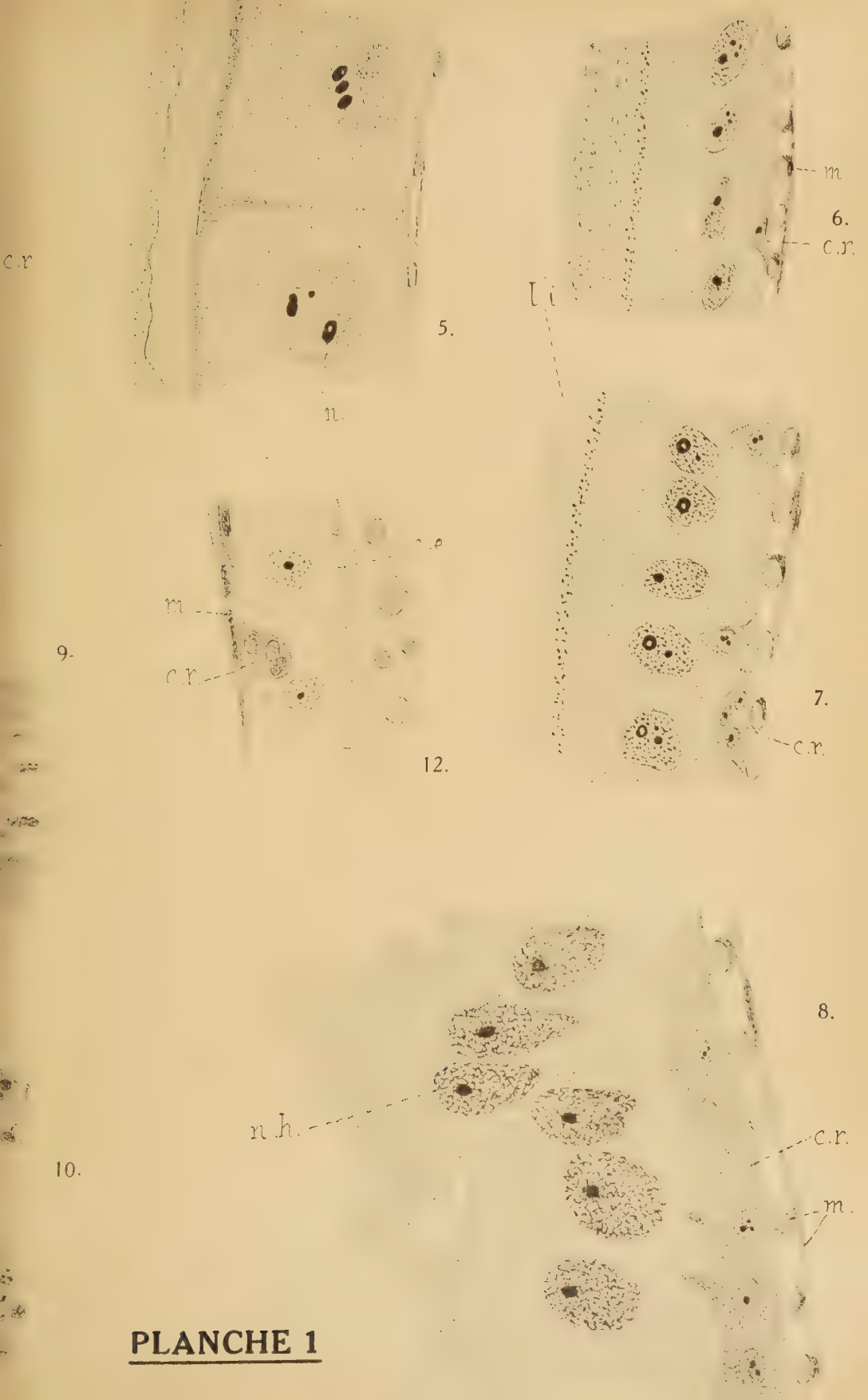


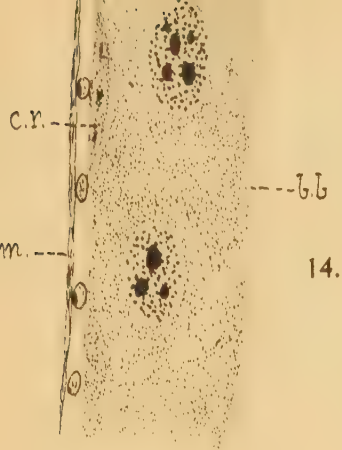
13.



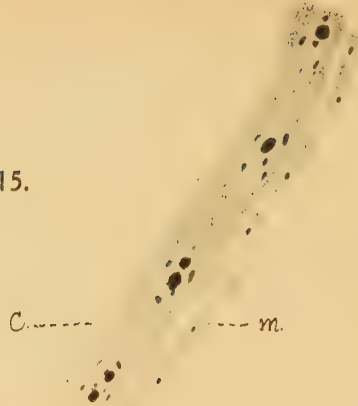
11.



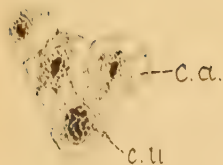




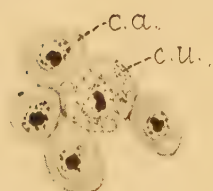
15.



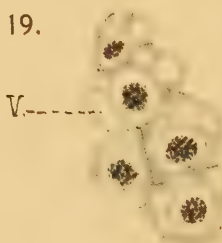
17.



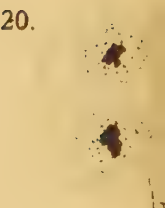
18.



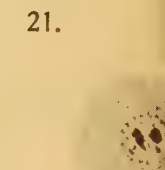
19.



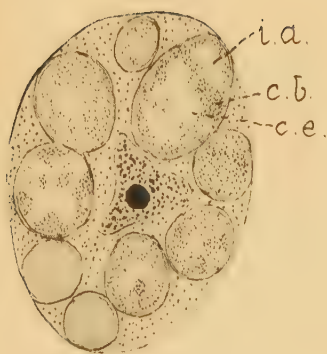
20.



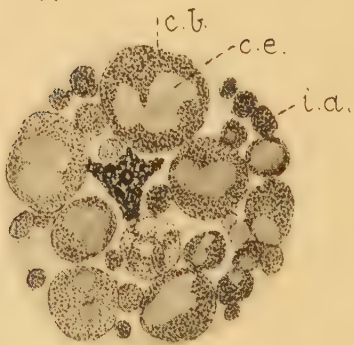
21.



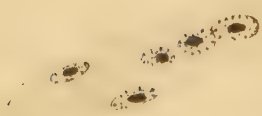
26.



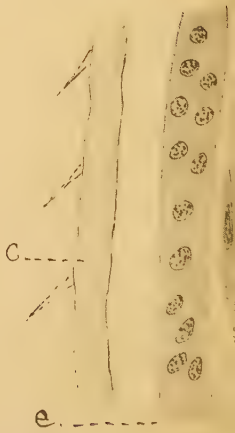
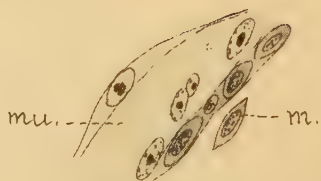
27.

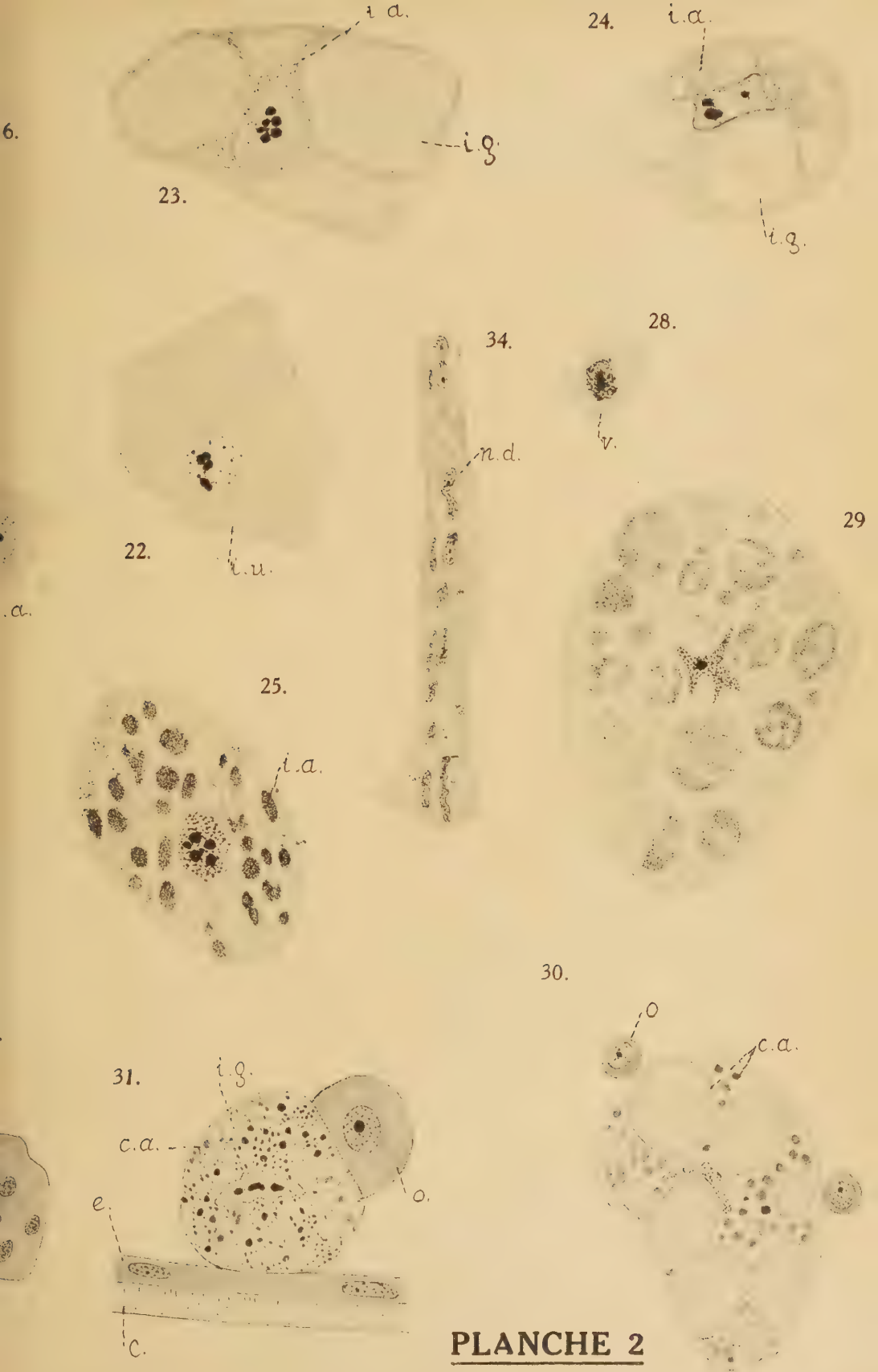


32.



33.





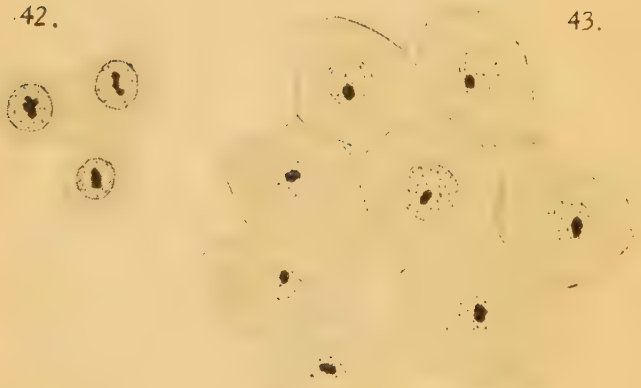
48.

49.



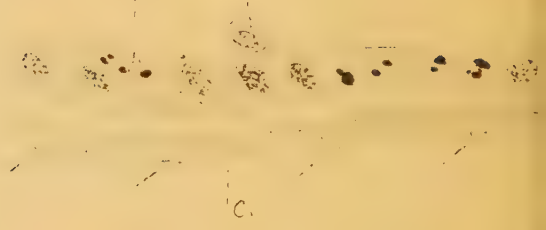
42.

43.

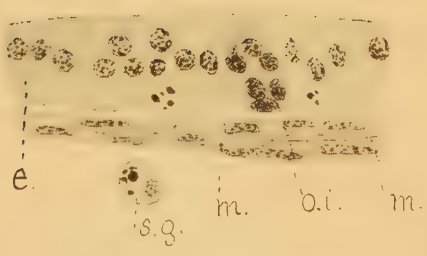


38.

ch. l.



46.



47.

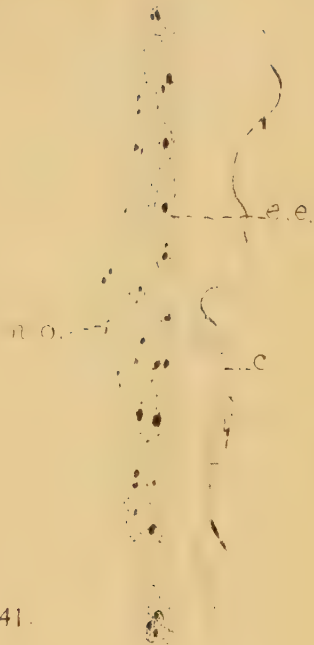
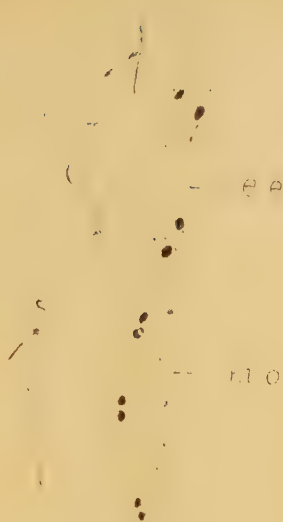
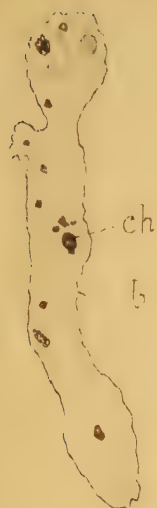


45.



50.

bb



36.



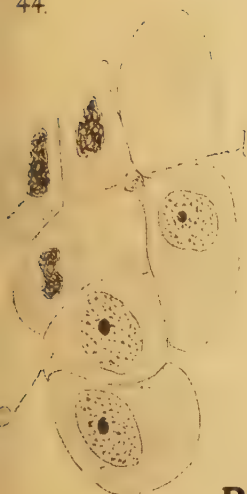
37.



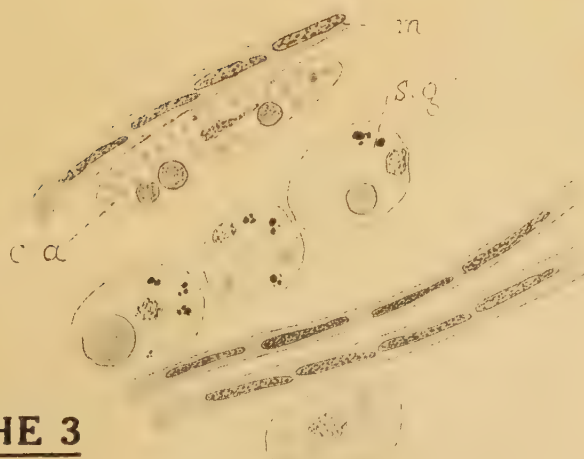
39.

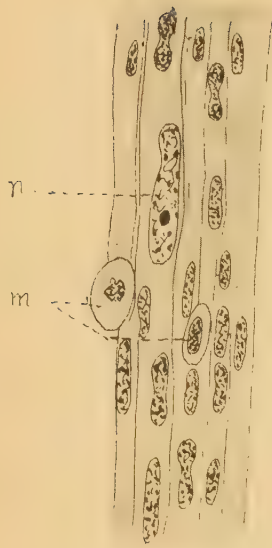


44.



51.

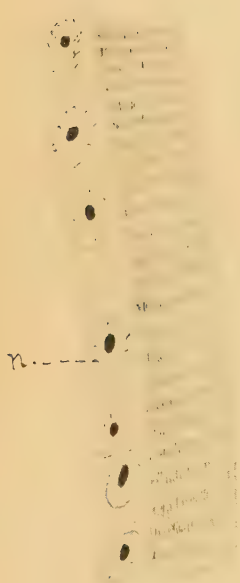




55.

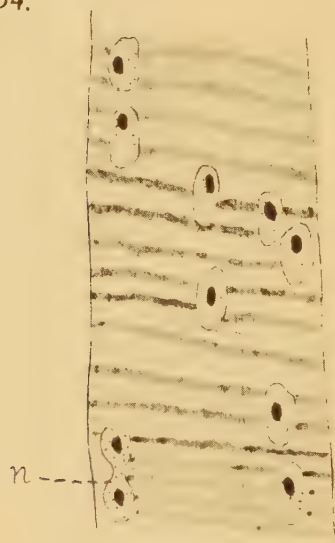


56.



53.

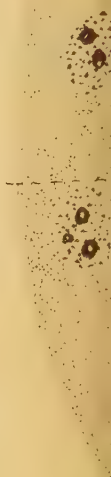
54.



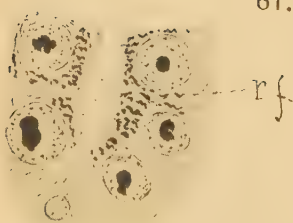
n

64.

s



61.



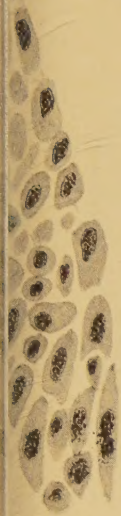
rf



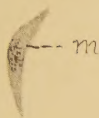
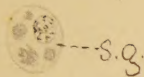
65.

60.





58.



mit.

57.

p.

59.

m.

o.

s.g.

e.

62.

r.f.

b.b.

66.

n.

v.

l.

63.

l.r.

